Evrim



DOUGLAS J. FUTUYMA

Çeviri Editörleri:
Prof. Dr. AYKUT KENCE
Prof. Dr. A. NİHAT BOZCUK

PALME YAYINCILIK

Evrim



DOUGLAS J. FUTUYMA

State University of New York at Stony Brook

Bölüm 19, "Gen ve Genomların Evrimi"
Scott V. Edwards, Harvard University

Bölüm 20, "Evrim ve Gelişim"
John R. True, State University of New York at Stony Brook

ÇEVİRİ EDİTÖRLERİ

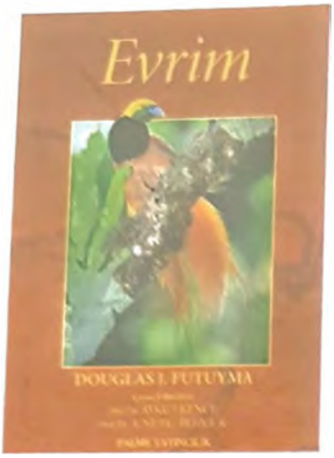
AYKUT KENCE

ODTÜ, Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

A. NİHAT BOZCUK

Hacettepe Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü

PALME YAYINCILIK
Ankara, 2008



Ön kapak
Erkek cennet kuşunun (*Paradisaea raggina*) gösterişli tüyleri, eşeysel seçilimin sonucudur (bkz. Bölüm 11 ve 17).
Fotoğraf © Art Wolfe/Art wolfe, Inc.



Arka kapak
Ünlü taşıl, *Archaeopteryx lithographica*'da olduğu gibi modern kuşlar neredeyse kesin bir biçimde tüylü dinozorlardan türemiştir. Pençeli ellerde taşınan uzun uçuş tüyleri ve uzun kuyruk, modern kuşlara değil therapod dinozorlara özgü özelliklerdir (bkz. Bölüm 4).
Fotoğraf © Tom Stack/ Painet, Inc.

PALME YAYINLARI: 479

Evrim, Douglas J. FUTUYMA

Çeviri Editörleri: Prof. Dr. Aykut KENCE, Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK

Palme Yayıncılık © 2008
Yayın Koordinatörü: H. İbrahim SOMYÜREK
Yayına Hazırlama: PALME Dizgi, Tasarım ve Grafik Birimi
Baskı: Özkan Matbaacılık Gazetecilik San. Tic. Ltd. Şti.
Tel: (0 312) 395 48 91-92

ISBN: 978-9944-341-84-4

Kitabın Özgün Adı	: Evolution
Yazarı	: Douglas J. FUTUYMA
Yayıncı Firma	: SINAUER ASSOCIATES, INC. • Sinauer Associates, Inc., 23 Plumtree Road, Sunderland, MA 01375 U.S.A Copyright © by Sinauer Associates, Inc.
Orijinal ISBN	: 0-87893-187-2

Bölüm 1'de görülen bilim insanlarının fotoğrafları için minnetle teşekkür ederiz:
C. Darwin ve A. R. Wallace, American Philosophic Library'nin izniyle
R. A. Fisher, John Fisher Box'ın izniyle
J. B. S. Haldane, Dr. K. Patau'nun izniyle
S. Wright, Doris Marie Provine'in iziyle
E. Mayr, Harvard Haber Servisi ve E. Mayr'ın izniyle
G. L. Stebbins, G.G. Simpson, ve Th. Dobzhansky, G. L. Stebbins'in izniyle
M. Kimura, William Provine'in izniyle

PALME
YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.
Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
e-mail: palmeyayin@superonline.com, palmeyayincilik@yahoo.com.tr
http://www.palmeyayinevi.com

Ankara Şubesi	: Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA	Tel: 0 312 417 95 28 Faks: 0.312 419 69 64
Beytepe Şubesi	: Hacettepe Üniv. Beytepe Alışveriş Mrk. No. 6 Beytepe/ANKARA	Tel: 0 312 299 21 11/7379 Faks: 0.312 299 21 12
Antalya Şubesi	: Mekem Mah. Dumlupınar Blv. Başkent Sit. No: 4 ANTALYA	Tel: 0.242 238 32 09 Faks: 0.242 238 45 02
İzmir Şubesi	: Kazım Dirik Mah. Ankara Cad. No: 259/C Bornova/İZMİR	Tel: 0.232 343 10 77 Faks: 0.232 343 10 78
Eskişehir Şubesi	: Osman Gazi Ün. Meşelik Kampusü Merkezi Kafeterya D Blk. I-1 ESKİŞEHİR	Tel. & Faks: 0.222 229 12 84

Kısa İçerik

İçindekiler

13 Fenotipik Özelliklerin Evrimi 297

14 Çatışma ve İşbirliği 325

15 Tür 353

16 Türleşme: Türlerin Ortaya Çıkışı 379

Çeviri Kurulu

ÇEVIRI EDITÖRLERI : Prof. Dr. Aykut KENCE
Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK

YARDIMCI EDITÖRLER: Doç. Dr. Meral KENCE
Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Doç. Dr. Sevinç ALTINER (Bölüm 4)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Mühendislik Fakültesi
Jeoloji Mühendisliği Bölümü, ANKARA

Doç. Dr. Can C. BİLGİN (Bölüm 14)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK (Bölüm 1)
Hacettepe Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. Şükran ÇAKIR (Bölüm 18)
Kırıkkale Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, KIRIKKALE

Prof. Dr. Mahmut ÇALIŞKAN (Bölüm 3)
Mustafa Kemal Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, HATAY

Yrd. Doç. Dr. A. Elif ERSON (Bölüm 5, 20)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. Haluk ERTAN (Bölüm 19)
İstanbul Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü, İSTANBUL

Dr. Hakan GÜR (Bölüm 6)
Hacettepe Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. Kani IŞIK (Bölüm 12, 16)
Akdeniz Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANTALYA

Yrd. Doç. Dr. Nuray KARA (Bölüm 10)
Akdeniz Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANTALYA

Prof. Dr. Aykut KENCE (Bölüm 2, Sözlük, Dizin)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Doç. Dr. Meral KENCE (Bölüm 8, 11)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. Nurdan ÖZER (Bölüm 7)
Hacettepe Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY (Bölüm 13, 15, 17)
Hacettepe Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Doç. Dr. Ayhan SOL (Bölüm 22)
Ortadoğu Teknik Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Felsefe Bölümü, ANKARA

Prof. Dr. Elif YEŞİLADA (Bölüm 21)
İnönü Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, MALATYA

Dr. Nadim YILMAZER (Bölüm 19)

Doç. Dr. Selçuk YURTSEVER (Bölüm 9)
Trakya Üniversitesi
Fen Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, EDİRNE

Sunuş

Yeryüzündeki yaşamın görkemli çeşitliliği nereden kaynaklanmış ve günümüzdeki konumuna nasıl ulaşmıştır? Yeryüzünde yaşamış ve günümüzde taşıl olarak kanıtlarına ulaştığımız canlı türleri Dünya'nın geçmişte hangi çevre koşullarına sahip olduğu konusunda kestirimlerde bulunmamıza olanak vermekte midir? Gelecekte canlı çeşitliliği ve insanlık hangi tehlikelerle karşı karşıyadır? Canlıların geçmişte karşılaştıkları sorunlara çözüm bulma yolları ya da buldukları çözümler, günümüz insanının karşı karşıya olduğu sorunlara çözüm bulmada yararlı olabilir mi? Bu sorular ve çok sayıda benzerlerine yanıtlar bulmaya çalışan evrim kuramı, çağdaş biyolojinin en açıklayıcı ve en önemli kuramıdır. Bu kitabı okurken pek çok soruya yanıt bulacaksınız, buna karşın zihninizde henüz yanıtlanmamış çok daha fazla soru canlanacaktır. Bilimde yanıtladığınız bir soru, yanıtlanması gereken birçok soruya yol açar. Bilimin, her sorunun kesin ve değişmez bir yanıtının olduğu dogmadan farkı da burada yatar.

Kitabın son bölümünde evrimsel biyolojinin, sağlık, tıp, tarım, doğal kaynaklar, çevre ve korumadaki uygulamaları ve insanlığı anlamadaki rolü ele alınarak günlük yaşamımızı nasıl etkilediğine değinilmektedir. Evrimsel biyoloji, sadece konunun uzmanlarını ilgilendiren ve onlar arasında tartışılan bir konu olmaktan çok, biyolojinin tüm alanlarını birleştiren, anlam kazandıran, Dünya'da özellikle gelişmiş ülkelerde binlerce araştırmacı tarafından milyonlarca, hatta milyarlarca dolar harcanarak araştırma yapılan bir alandır. Ülkemizin kalkınması ve çağdaş ülkeler arasındaki yerini alabilmesi için evrimsel biyolojiyi anlamak, anlatmak, öğretmek zorundayız. Evrimsel biyoloji, öğrenmek, araştırmak ve kariyer yapmak için heyecan verici bir alandır.

Bu kitabın yazarı, Dr. Douglas J. Futuyma, New York Eyalet Üniversitesi, Ekoloji ve Evrim Bölümü'nde Seçkin Profesör olarak görev yapmaktadır. Aynı zamanda Amerikan Ulusal Bilimler Akademisi'nin üyesi olan Prof. Dr. Douglas J. Futuyma, "Evolution" ve "Annual Review of Ecology and Systematics" dergilerinin editörlüğünü, "the Society for the Study of Evolution" ve "American Society of Naturalists" adlı bilimsel derneklerin de başkanlığını yapmıştır. Profesör Futuyma'nın çalışmaları türleşme ve türler arasında ekolojik etkileşimlerin evrimi alanlarında yoğunlaşmıştır.

Çok az kaynağın bulunduğu bir alanda çeviri yapmanın güçlüğü o alanda dilimizde yerleşmiş terimler olmaması ve çok sayıda çevirmenin katıldığı bir Türkçeleştirmede dil birliğinin sağlanmasıdır. Bu güçlüğü TÜBA'nın hazırlamakta olduğu bilim terimleri sözlüğünden büyük ölçüde yararlanarak aşmaya çalıştık. Yine de hatalarımız olmuştur. Çeviriyi başarılı bulursanız bu hepimizin ortak çabasının eseridir. Hatalardan ise büyük ölçüde ben sorumluyum.

Çevirmenleri dışında bu yapıtın ortaya çıkmasına özverili çalışmalarıyla katkıda bulunan Gün Köleoğlu, Deniz Özüt, Mehmet Kayım, Yusuf Atağan, Mehmet Ali Döke, Murat Telli, Tolga Kankılıç, Ayhan Altun, Zerrin Güldüren'e teşekkürü borç biliriz. Evrim alanında çok az kaynağın bulunduğu ülkemizde bu yapıtı Türkçe'ye kazandırmaktan büyük onur ve mutluluk duyuyoruz.

Çevirenler adına
Prof. Dr. Aykut Kence
11 Mart 2008

Önsöz

Dört yıl önce, Avustralya'da bir yedinci yıl izini sırasında başladığından bu yana bu kitap, bazı uzun kesintilerle benimle Stony Brook'a, sonra Ann Arbor'a, daha sonra yine Stony Brook'a, seyahat etti. Bu da belki daha iyi oldu, çünkü evrimsel biyolojinin değişimi de bu dönemde önceleri olduğundan, daha hızlı oldu ve adına hak kazandıracak kadar farklı bir kitaba yol açtı. *Evrimsel Biyoloji* (üçüncü baskı, 1998)'nin bir özetini hazırlamaya niyetlenmiş, fazlalıkları çıkarmak ve yapısının çoğunu değiştirmek istemiştim. Bu kitabın konularının bazıları o ciltten doğrudan köken alırken, açıkça belirdi ki yeni bir kitap yazılıyordu. Bazı konular çıkarılmalıydı ve pek çokları da kısaltılmalıydı. Bu alandaki hızlı değişim, evrimsel genetik gibi bazı yeni konular ilave edilmesini ve hemen hemen tüm konuların güncelleşmesini gerektirdi.

En önemlisi, bu kitap, özellikle günümüzün lisans öğrencilerine hitap etmeliydi. Bu çabamız en çok şekillerde, fakat ayrıca metinlerde de görülmektedir. Kolay erişilebilmesi için önemli noktaları daha belirgin yapmaya çalıştım. Biraz gönülsüzce olsa da, evrimsel biyolojinin nicel yanlarını azaltırken, Elizabeth döneminin yapısını andıran ağır cümlelerden kaçındım. Umarım öğrenciler, en azından bu sonuçların bir kısmından hoşlanırlar.

Bu kitaba da önceki gibi, tarihi gelişimi çağrıştırmak için filogeni çerçevesi ile başladım, arkasından evrimsel biyolojinin doğal bakış açısı olan tarih ile devam ettim. Bu bakış açısı son yıllardaki evrimsel çalışmaların ve daha ilerisinin hemen hemen *de riguer* (vazgeçilmezi) haline gelmiştir. Evrim giden yol üzerindeki kanıtları vurgulayarak yeni başlayan öğrenciler için çok ilgi çekici olan küçük ölçekli evrimsel (microevolutionary) örnekler ile devam ediyorum. Evrimdeki temel ilgisine ek olarak, tarihsel desenler öğrencilerde, evrimsel süreçler hakkında sorulara yol açmalıdır. Bunlar da sonraki dokuz bölümün konularıdır. Bu bölümler, yaşam öykülerinin, genetik sistemlerin, ekolojik etkileşimlerin, genler ve genomlar ile gelişimsel evrimin anlaşılması için bir temel sağlar. Sonra da, evrimsel süreç ve desenlerin bir bileşimine yaklaşarak büyük ölçekli evrime (macroevolution) geri dönüyorum.

Bu kitapta insan evrimi konusunda belirgin bir bölüm yoktur; çünkü bunu içermesi gereken çoğu konu kitapta baştan sona dağılmıştır. Bunun yerine, son bölüm lisans öğrencilerinin evrim derslerinde önemi giderek artan, gerçekten vazgeçilmez konularla ilgilidir: evrimin kanıtları, bilimin doğası ve yaratılışçılığın zayıf yanları gibi. Bu anakonular örtülü ya da bazen açık olarak kitapta baştan sona yinelenmektedir. Fakat bunların tutarlı bir bütün olarak ele alınmasının yararlı olacağına inanıyorum. Son bölüm, evrimsel biyolojinin bazı toplumsal uygulamalarının üzerinde olumlu bir notla sona ermektedir.

Özellikle moleküler, genomik ve gelişimsel evrimsel biyolojide araştırmaların giderek artan hızı ve yeni geliştirilen teknikler, bir kişinin tüm evrimsel araştırmaların çeşitli alanlarındaki gelişmeleri izleyebilmesini ve tüm evrimsel biyoloji alanındaki araştırmaları değerlendirebilmesini daha da güçleştirmektedir. Bu nedenle, Scott Edwards (Harvard Üniversitesi) ve John True (Stony Brook'taki New

York Devlet Üniversitesi) bu macerada bana katıldıkları ve genler ve genomların evrimi bölümüne (Bölüm 19) ve evrimsel gelişim biyolojisi (Bölüm 20) bölümüne yardım ettikleri için -sırasıyla- kendilerine gönül borcum var. Bu yazarlar, benim yapabileceğimin çok ötesinde, bu konulara, bilgi ve eleştirel anlayış getirdiler.

Ayrıca, bu kitabın içeriği ve gelişmesi için doğrudan ve dolaylı yardımı olan pek çok kişiye de minnettarım. Werner G. Heim, Eric B. Knox, Uzi Ritte ve Robert H. Tamarin'in benim dikkatime sundukları önceki kitaptaki hatalarından yararlandım. Pek çok insan bana bilgi, kaynak ve öneri sundu. Bunlar Michael Bell, Prosanta Charkraborty, Jerry Coyne, Daniel Dykhuizen, Wafter Eanes, Brian Farrell, Daniel Fisher, John Fleagle, Daniel Funk, Douglas Gill, Philip Gingerich, David Houle, David Jablonski, Charles Janson, Lacey Knowles, Jeffrey Levinton, David Mindell, Daniel Stoebel, Randall Susman, John Thompson, Mark Uhen, Brian Verreli, Jianzhi Zhang'dır. Eminim ki bu liste çok eksiktir ve isimlerini unuttuğum kişilerden özür dilerim. Adam Ehmer bazı şekillerin hazırlanmasına yardım etti, Massima Pigliucci Bölüm 22'nin müsveddesini okudu ve çok yararlı öneriler yaptı. Elizabeth Frieder, Monia Geber, Matt Gitzendanner, Kenneth Gobalet, Mark Kirkpatrick, Sergei Nuzhdin, Ruth Shaw ve William A. Woods, Jr.'ın ilk taslakları ve bölüm müsveddelerini gözden geçirdikleri için yardımlarını takdirle anıyorum.

Avustralya'da gösterdikleri misafirperverlik ve sağladıkları destekler için Mark Burgmann ve Pauline Ladiges (Melbourne Üniversitesi), Ary Hoffmann (La Trobe Üniversitesi) ve Ross ve Ching Crozier (James Cook Üniversitesi) John ve Gabrielle Barkla, Jeremy Burdon, Brad Congdan, Stuart Dashper, Chris Lester, Michael Mathieson, Susan Myers, Richard Nowotny, Jan Powning, Peter Thrall, Jo Wieneke ve bana yardım ederek hoştutan diğerlerine ve Fulbright Foundation'a benim Avustralya'da kaldığım sürede meslektaşlık desteği sağladığı için çok minnettarım. Ann Arbor'da kalmamı sağladıkları için özellikle Tom Gazi, Deborah Goldberg, Lacey Knowles, Josepha Kurdziel, Don Pelz, Jash Rest, Mark Uhen ve Gerry Duprey ve John Vandermeer ve Ivette Perfecto'ya özel gönül borcu hissediyorum. Michigan Üniversitesi'nin Ekoloji ve Evrimsel Biyoloji Bölümü'ndeki akademik elemanlara öğrencilere ve görevlilere, beni kendi üyeleri gibi hissettirdikleri için teşekkür ederim. Gönülden duyumsadığım minnettarlık duygularımı Stony Brook'taki Ekoloji ve Evrim Bölümü'nün öğretim üyelerine, öğrencilerine ve görevlilerine uzun yolculuğum boyunca beni destekledikleri ve dostlukları için ifade etmeliyim.

Son olarak, bu kitap olması gerekenden ölçülemez derecede daha kalitelidir, Sinauer takımına olağanüstü becerisi için teşekkürler; özellikle Norma Roche, David McIntyre, Elizabeth Morales, Jefferson Johnson ve şaşırtıcı Carol Wigg'e. Özel teşekkürler Andy Sinauer'e, geliştirdiği altın standardındaki yayın kalitesine ve sürekli inanç ve desteğine.

DOUGLAS J. FUTUYMA
STONY BROOK, NEW YORK
DECEMBER 2004

Öğrenciye

Gen etkinliğini düzenleyen mekanizmaları keşfettiği için Biyoloji ve Tıpta Nobel Ödülünü kazanmış olan büyük genetikçi François Jacob 1973'te "biyolojide birçok genelleme vardır, fakat çok değerli olan birkaç tanedir. Bunlar arasında, evrim kuramı en önemli olanıdır, çünkü çok çeşitli kaynaklardan, diğer şekilde ayrı ayrı kalacak olan gözlemler yığınını biraraya toplar; canlılarla ilgili tüm disiplinleri birleştirir; çok çeşitli canlılar arasında bir düzen kurar ve bunları yerkürenin geri kalan kısmına sıkıca bağlar; kısaca, canlılar dünyasında çok türlülüğünün mantıksal bir açıklamasını sağlar."

Jacob'un kendisi evrimde araştırma yapmadı, fakat pek çok düşünen biyolog gibi, onun biyolojik bilimlerdeki eksensel öneminin farkına vardı. Bugün moleküler biyologlar, gelişimsel biyologlar ve genom biyologlarından başka ekologlar, davranışçılar, antropologlar ve birçok psikolog Jacob'un görüşünü paylaşır. Evrim, genomun yapı ve büyüklüğünden, insan davranışının birçok özelliğine kadar değişen olguları anlamanın vazgeçilmez çerçevesini vermektedir. Daha da ötesi, evrimsel biyoloji yararlılığı nedeniyle giderek daha çok tanınmaktadır: Halk sağlığı gibi konulardan, tarım, bilgisayar bilimine kadar, evrimsel biyolojinin kavram, yöntem ve verileri hem temel ve hem de uygulamalı araştırmalara vazgeçilmez yardımcı olur. Eğitim görmüş herhangi bir kimse, evrim hakkında birşeyler bilmelidir ve okullarımızda neden evrim okutulması gerektiğini anlamalıdır. Yaşam bilimlerinin bir dalını temel alan bir alanda kariyer yapmayı düşünen herhangi bir kişi için -doktor ya da biyolojik araştırıcı olsun farketmez- evrim anlayışı vazgeçilmezdir. James Watson, DNA yapısının ortak buluşçusu, "bugün evrim kuramı, dinci azınlık dışında, herkesin kabul ettiği bir gerçektir." diye yazmıştır.

Evrimsel biyolojinin özü, evrimin geçmişini tanımlamak ve çözümlemek ve bunun nedenlerini ve mekanizmalarını çözümlemekten ibarettir. Evrimsel biyoloji alanı, biyoloji biliminin herhangi disiplininden çok daha geniştir; çünkü bütün canlılar ve tüm özellikleri evrimsel değişimin tarihi ve ürünleridir. Bu ölçülemez genişlik yüzünden evrim dersleri özel bir grup canlının evrimsel ayrıntısına odaklanmaz -gerçekten, bilginin niceliği altından kalkılamaz büyüklüktedir. Bu muazzam genişliği nedeniyle, evrim dersleri daha çok evrimin genel ilkeleri, pek çok canlıya uygulanabilen evrimsel değişimin nedenleri hakkındaki hipotezleri alır. Bir çok canlı grubunu tanımlayan değişimin temel desenlerine eğilir. Bu kitapta, kavramlar, çok çeşitli canlı üzerindeki araştırmalardan çıkan örneklerle gösterilmiştir; fakat bu örneklerin ayrıntısını bilmek, bir hipotezle ilgili araştırmalardan çıkan verilerin nasıl elde edildiğini anlamaktan daha önemli değildir.

Evrimin neden ve kalıplarını saptamak zor olabilir, çünkü bazan geçmişte bir şeyin nasıl ve niye olduğunu anlamaya çalışırız. Bu yolla, evrimsel biyoloji, bir çok diğer biyolojik konudan ayrılır, oysa diğerleri günümüzdeki canlıların özellikleri ile ilgilenir. Bununla birlikte, evrimsel biyoloji ile diğer biyolojik disiplinler bir konuda gerçeği paylaşırlar: sık sık görünmeyen olay ya da nesneler hakkında yorumlar yaparız. Geçmiş evrimsel değişimleri işlerken göremeyiz; ne de aslında DNA kopyasını ne de büyüme ve üremeyi düzenlediğini bildiğimiz hormonu görebiliriz.

Daha çok nesneler hakkında bazı yollarla yorumlar yaparız: 1) Bunların ne olduğu ve nasıl çalıştığı hakkında hipotezler ileri sürerek, 2) Bu hipotezlerden elde edilen verilere dayanarak çıkarımlar, kestirimler üreterek ve son olarak, 3) Eğer hipotez doğru olsaydı, görmeyi beklediğimizle gözlediklerimizi karşılaştırmak yoluyla hipotezin geçerliliği konusunda yargıya vararak (Buna "varsayımsal-tümden gelim (hipothetico-deductive) yöntem" denir ve Darwin, tüm bilimlerde yaygın ve etkili olarak kullanılan bu yönteminin başarılı ilk yandaşlarındandır.

Bilimde çok çeşitli olay ve gözlemleri açıklayan birbiri ile ilgili bir grup hipotez, böyle sınamalarla kuvvetle desteklenirse, o zaman *kuram* adını alır. Jacob ve Watson'un kullandığı anlamda "kuram" yalnızca bir tahmin değildir. "Kuram" kuantum kuramı, atom kuramı ya da hücre kuramı gibi iyi desteklenen ve geniş bir açıklama yetisine sahip olan ilkeler için ayrılmış onurlandırıcı bir terimdir. Evrimsel biyoloji dersinizdeki ağırlık belki o zaman, ilk olarak kuramın öğrenilmesidir (bunlar hep birlikte canlılar hakkındaki çok çeşitli gözlemleri açıklayan evrimsel değişimin ilkeleridir.); ikinci olarak verilerle evrimsel hipotezleri sınama yollarının öğrenilmesidir. (varsayımsal-tümdengelim yönteminin ne olduğu ve nasıl olduğu hakkındaki sorulara uygulanması olacaktır; bu ya, mısır bitkisinin yabanıl durumundan kitlesel üretime geçişinin tarihi olabilir ya da bazı böcek türlerinde karmaşık toplulukların gelişimine ya da insan bağışıklık yetersizliği virüsü'nün (HIV) yayılışı olabilir.)

Bir çok öğrenci, evrim öğrenirken vurgulamanın diğer biyoloji sınıflarındaki deneyimlerinden farklı olduğunun farkına varırlar. Önerim, ana ilkeler ve yöntemlerin verildiği bölüm ve parçalara özellikle dikkat edilmesidir. Çok ileri gitmeden konuların anlaşıldığından emin olunması ve bir ya da daha fazla bölümü geçtikten sonra bu parçaların yeniden okunmasıdır (Bölüm 2, 9, 10 ve 12-13'ü özellikle yeniden okumak isteyebilirsiniz.) Anlamaya ağırlık verdiğinizden emin olun, ezberlemeyin. Her bölümün sonundaki bazı soruları kullanarak ya da öğretim üyesinin belirlediği soruları yanıtlayarak anlayıp anlamadığınızı sınayın. Bu kitaptaki malzemelerin giderek artacak şekilde biriktiğini vurgulamalıyım. Hemen her kavram, ilke ya da önemli teknik terim ilk kez kullanıldığı bölümden sonraki bölümlerde yeniden kullanılır. Önceki bölümleri ara sınavlarda ve genel sınavda tümüyle anlamalısınız. Evrimsel biyoloji birleşik bir bütündür: Tıpkı biyokimyada karbonhidrat metabolizması ve amino asit sentezinin birbirinden ayrılamayacağı gibi, genetik sürüklenme kuramı ve türlerin filogenisi gibi görünürde farklı olan konular birbirinden ayrılamaz.

Her bilim alanında, bilinmeyenlerin bilinenleri çok aşacağı gibi bir vurguyu ne kadar yapsam azdır. Binlerce araştırma makalesi evrimsel konularda her yıl yayınlanır ve bunların çoğu eskilere yanıt vermeye girişse de yeni sorular ortaya çıkarır. Hiç kimse, bilimciler de dahil "bilmiyorum" ya da "emin değilim" demekten korkmamalı. Bunun örnekleri bu kitapta epeyce görülür. Bilgimiz ve anlayışımız kesin değilse veya eksikse ve bunu bilebiliyorsak bu alanda araştırma gerektiğini görebiliriz. Umuyorum ki bazı okuyucular, evrimdeki konu zenginliğini görür, evrimi, düşünsel olarak öyle zorlayıcı sezgilerde öyle verimli, ve içinde saklı olan anlam öyle derin bulurlar ki evrimsel biyolojiyi çalışma alanı olarak benimserler. "Mutlu kişi, nesnelerin doğasını öğrenebilen kişidir."

Türkçe Basıma Önsöz

Son bin yılda Batı Düşüncesindeki, belki de, en önemli değişim doğa olaylarının, doğa yasalarının mekanik etkileri sonucunda olduğu ve bu yasaların akıl ve deneysel gözlem yoluyla keşfedilebileceği ve anlaşılabileceği görüşü olmuştur. Bilginin kaynağı olarak devletin ya da dini yetkenin açıklamaları yerine akla ve gözleme başvurmak ilkin onyedinci yüzyılda, Galileo, Newton, Descartes ve diğerlerinin çalışmalarıyla gelişmiş ve on sekizinci yüzyılda, "Aydınlama Çağı"nda öne çıkan bir anlayış olmuştur. Tanrı'nın doğa kanunlarını koyduğu ve kendi akışına bıraktığını varsayan "deist", tanrıtanır anlayış yayılmış, böylece güvenilebilir insan bilgisi doğaüstüne gönderme yapmaksızın olduğu gibi doğa olaylarının çözümlenmesinden edinilebilmiştir. Bu görüş çağdaş bilimin gelişmesine olanak tanımış, buna karşılık fizik, kimya, astronomi ve jeoloji alanındaki başarılarla geçerliliği kanıtlanmıştır.

Biyoloji, "doğa felsefesi"nin, akılcı ve tümüyle bilimsel bakış açısı benimseyen son alanı oldu. Bunu gerçekleştirmek için "yaşam gücü" ya da elan vital'i, yaşam süreçlerinin salt fiziko-kimyasal süreçler olarak kavrayışı ve yaşayan varlıkların gösterdiği uyarlanmaları kutsal bir tasarımcının mucizevi müdahalesi olarak değil salt mekanik bir süreç olarak gözlenmesi anlayışıyla değiştirmek gerekiyordu. Darwin ve ardından Wallace doğal seçilim yoluyla evrim ilkesini öne sürerek, eksik olan mekanik açıklamayı tamamladı, böylece biyoloji pozitif bir bilim olarak fizik ve kimyaya katılabildi.

Akıl ve deneysel gözlemin, diğer herhangi bir yetkeye başvurmaksızın, tüm bilimlerin dayanağı olduğu, buna bağlı olarak bilimin yaşadığımız dünyayı tanımlayan teknoloji ve tıp alanındaki gelişmelere olanak tanıyan tüm uygulamaların da dayanağı olduğu ne kadar vurgulansa azdır. Eğer bilim adamları, bilgi ve düşüncelerinin ister laik yetkeden (Lysenko'nun Sovyetler Birliği'nde tarımı felakete sürüklemesi örneğinde olduğu gibi) isterse dini yetkeden (Katolik Kilisesinin Galileo'dan Dünya'nın Güneş'in çevresinde döndüğü görüşünü yalanlamasını istediği zaman olduğu gibi) ya da kişisel beklentilerden kaynaklanan bilimsel olmayan baskıların etkisi altına girmesine izin verirse, doğayı yanlış yorumlama tehlikesini göze almış olur. Ve tüm bilimsel gelişim önceden yapılan bulgulara dayandığı için, gerçek dışı bilgi yanlış bulgulara yol açar bu da en sonunda bilimsel açıklamaların ve bilimsel anlayışın yararlı uygulamalarının başarısızlığa uğramasına neden olur.

Asya, Avrupa ve Latin Amerika'daki gelişmiş ülkelerin çoğunda evrim tartışmalı bir konu değil ve geniş ölçüde bilimsel bir gerçek olarak kabul ediliyor. İronik olarak ve ne yazık ki, günümüzde bir kaç ülkede akılcılık ve bilim karşıtı güçler bulunuyor. Politik amaç ve çıkarların, insanların ürettiği karbondioksitin hızlı iklim değişikliklerine neden olduğuna ilişkin kesin kanıtların yadsınmasına neden olduğu ve toplumun büyük bir bölümünü evrim ve dini inançların çeliştiği yanılgısına düşürdüğü Birleşik Devletler, bu güçlerin en göze battığı ülke. Ancak evrimi yadsımak, bilimsel yöntemin kendisi kadar diğer bilimlerdeki ilkeleri ve buluşları da yadsımak anlamına gelir. Bu nedenle evrime yapılan saldırı ya da biyoloji eğitimine bilimsel olmayan açıklamalar yerleştirme çabaları, bilime yapılmış bir saldırıdır. Bilimsel alanda yetersiz eğitilen bir toplum, bilimin yararlı uygulamalarından yok-

sun kalacaktır. Evrimsel bilim anlayışı, insan sağlığı alanında sayısız gelişmenin önünü açacak insan genom'unun araştırılabilmesi için ciddi bir önem taşır. Tarım, zararlıların kontrolü, orman alanlarının yönetimi, balıkçılık ve diğer biyolojik kaynakların değerlendirilmesinde sayısız uygulaması vardır. Biyoloji biliminin tüm alanlarında yapılan çalışmalara ışık tutar.

Bu kitap evrimin doğasını, tarihi ve süreçlerini nasıl anlayabileceğimizi açıklıyor; evrimin biyolojik olayları kavramak için gerekliliğini resimliyor; evrim bilgisi ve yönteminin toplum yararına kullanımının örneklendiriyor ve evrimin bilim alanında öne sürülen herhangi bir sav kadar tamamıyla belgelendirildiğini gösteriyor.

"Evrim"i Türkçe'ye çeviren ekibe minettarım, beni onurlandırdılar. Umarım bilimsel gelişmeleri yanlış bilgilendirilmiş saldırılara karşı savunacak, Türkiye'de Biyoloji biliminin ilerlemesini sağlayacak, böylece ülkelerinin ve dünyanın gönencine katkıda bulunacak Türk Öğrencileri bu kitaptan yararlanır.

DOUGLAS J. FUTUYMA
STONY BROOK, NEW YORK
22 OCAK 2008

Evrimsel Biyoloji

1



Tavuskuşu, *Pavo cristatus.* Kuşun uçma yeteneğini bozan abartılı arka tüyleri, biyolojide evrim kuramının açıkladığı binlerce tuhaflıklardan biridir. (Foto©Brian Lightfoot/Nature Picture Library)

Biyologlar canlılara genel olarak baktığında, kafalarında binlerce soru canlanır. Tavuskuşları neden abartılı tüylere sahiptir? Bazı parazitler neden yalnızca konağın tek bir türüne saldırırken, diğerleri pek çok farklı türe bulaşır. Neden balinaların akciğerleri vardır? Ve yılanlar neden ayaksızdır? Neden karıncanın bir türünde tek bir kromozom varken, bazı kelebekler 200'den fazla kromozoma sahiptir? Semenderler neden insanın sahip olduğundan 10 kat fazla DNA'ya ve zambak semenderinkinden iki kat fazla DNA'ya sahiptir? Canlıların bu denli şaşırtıcı çeşitliliğini ne açıklar?

Bilim tarihi içinde soluk kesici düşüncelerden birisini Charles Darwin önererek *"bu gezegende şimdiye kadar yaşamış olan tüm organik varlıklar ilkel bir formdan köken almıştır"* demiştir. Bu düşünceden hareketle—örneğin, tavuskuşunun tüyleri, genlerinin sayısı ve dizilimi, enzimlerinin katalitik yeteneği, hücrelerinin ve organlarının yapısı, fizyolojik toleransı ve besin gereksinimleri, ömrü, üretim sistemi ve davranış kapasitesi gibi—bir türün özelliklerinin onun evrimsel geçmişinin bir getirisi olduğu görülür. Evrimsel bakış açısı, biyolojideki tüm konuları, moleküler biyolojiden ekolojiye kadar aydınlatır. Gerçekten, *evrim, biyolojinin birleştirici kuramı*'dır. Genetikçi Theodosius Dobzhansky "Evrim ışığı olmadan biyolojide hiç bir şeyin anlamı yoktur" demiştir.

Evrim Nedir?

Evrim sözcüğü Latince *evolvere* yani açmak, yaymak ve gizli potansiyellerin açığa çıkarılması ya da gösterilmesi anlamına gelir. Bugün "evrim" yalın olarak "değişim" anlamına gelmektedir. Bazen bir yıldız gibi bireysel nesnelerdeki değişimleri tanımlamak için kullanılır. Bununla birlikte *biyolojik* (ya da *organik*) **evrim** *canlı gruplarının özelliklerinde kuşaklar boyunca meydana gelen* değişimlerdir. Bir canlının gelişimi ya da BIREYOLUŞU (ONTOGENI) evrim olarak düşünülmez. Canlılar birey olarak evrimleşmezler. **Toplum** (populasyon) dediğimiz canlı grupları değişerek türeme geçirirler. Toplumlar alt bölümlere ayrılır, böylece *ortak bir atasal toplum*'dan bir kaç toplum türer. Eğer bu toplumlarda farklı değişimler ortaya çıkarsa, toplumlar birbirinden uzaklaşır.

Toplumlarda evrimsel olarak nitelendirilen değişimler, kalıtsal madde aracılığı ile bir kuşaktan ötekine aktarılan değişimlerdir. Biyolojik evrim küçük ya da büyük ölçekte gerçekleşebilir. Bir toplumda bir genin farklı biçimlerinin oranlarındaki küçük değişimler ilkel canlılardan dinozorlara, arılara, meşelere ve insanlara kadar olan değişimlerin tümünü kapsar.

Doğal seçilim ile evrimin örneği olarak, antibiyotik direncindeki bugünkü krizden daha etkileyici bir örnek düşünülemez. 1940'lardan önceki hastane koğuşlarında, birçok insan kanserli ya da kalp hastası değildi. Bunların yerine, verem, zatürre, menenjit, tifo, frengi ve birçok diğer bakteriyel enfeksiyon çeşitleri gibi çok az sağaltım ümitleri olan rahatsızlıkları taşıyordu. (Şekil 1.1). Bulaşıcı bakteriyel hastalıklar, gelişmekte olan ülkelerdeki milyonlarca insanı, erken ölüme mahkum ediyordu. Gelişmekte olan ülkelerdeki nüfus yalnız bu sıkıntılara katlanmıyor, aynı zamanda sıtma, kolera gibi hastalıkları günümüzde yaşadığından daha ağır bir şekilde yaşıyordu.

1960'larda tıpta durum büyük ölçüde değişti. Antibiyotiklerin keşfi ve bunların sentezinde izleyen ilerlemeler en azından pek çok bakteriyel hastalığın, gelişmiş ülkelerde, sağaltımına olanak verdi. Bugün pek çok insan veremi, operaların ya da ağır Alman romanlarının konusu olarak düşünür. 1970'lerdeki cinsel devrim sırasında eşeysel olarak bulaştırılan belsoğukluğu ve frengi gibi hastalıkların yalnız geçici bir rahatsızlık olduğu sanılarak penisilinle tedavi edilebileceği konusunda cesaretlendirici bir güven sağlandı. 1969'da ABD Halk Sağlığı Kurumu'nun başkanı "bulaşıcı hastalıklar kitabını kapatmanın zamanıdır" demişti.

Ya da böyle görünüyordu. Bugün AIDS gibi yalnız yeni enfeksiyon hastalıklarıyla değil, fakat aynı zamanda eski hastalıkların yeniden korkutucu yeni yüzlerinin görülmesiyle karşı karşıyayız. Aynı bakteriler geri dönüyor; fakat şimdi penisiline, ampisiline, eritromisine, vankomisine, fluorokinolonlara ve bunları sona erdirdiğine inanılan tüm silahlara dirençli olarak geri dönüyor. Dünyadaki nerdeyse tüm hastaneler istemeden bu savaştaki hastaları değişen düşmanlara karşı, bu düşman-



Şekil 1.1 Birinci Dünya Savaşı sırasında Fransa'daki ABD Ordu üs hastanesinde bir verem koğuşu. Son zamanlara dek, ikinci dünya savaşından sonra yaygınlaşan antibiyotiklerin, bu yıkıcı bakteriyel hastalığı fethetiği düşünüldü (Fotoğraf National Library of Medicine'in izniyle).

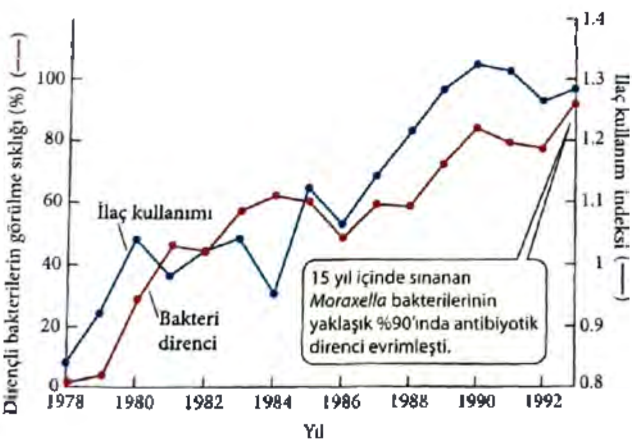
ları daha da güçlendirebilecek şekilde tedavi ediyor. Bir evrimsel değişim patlamasına tanıklık ediyor ve hatta onu körüklüyorlar (Palumbi 2001).

Staphylococcus aureus, örnek olarak ele alınırsa, ameliyatlı hastalarda birçok enfeksiyona neden olan bir bakteri olarak şimdi hemen hemen tüm penisilin, ampisilin ve benzer ilaçlara karşı dirençlidir. Metisilin bir alternatif olarak geliştirilmiş, birkaç yıl işe yaramış, ancak birçok *S. aureus* toplumu metisilin'e direnç kazanmış, daha sonra da sefalosporinler, karbapenemler, eritromisin, tetrasiklin, streptomisin, sulfonamitler ve florokinolonlar bu sonla karşılaşmışlardır. Hatta başka bir yeni ilaç olan vankomisin, başlangıçta sorunu çözmüş gibi görünmesine karşın onun da giderek daha etkisizleştiği görülmektedir.

Belsoğukluğu (gonorrhea) hastalığına neden olan bakteri olan *Neisseria gonorrhea*'nın ilaca dirençli soylarının sıklığı giderek artarken, New York kentinde 1995 yılı itibariyle bu hastalık için tedavi gören vakaların % 40'ından fazlasında penisilin, tetrasiklin ya da her ikisine de direnç gözlendi. Zatürre (pnömoni) bakterisinin pek çok soyu penisiline çok dirençli ve kolera bakterisinin bazı soyları antibiyotiklerin birçok çeşidine karşı direnç gösterir. Vereme neden olan bakterilerin pek çok soyu ile sıtmaya neden olan canlılar giderek artan biçimde var olan tüm ilaçlara direnç geliştirmişlerdir. Bir kişiye AIDS'e neden olan HIV, insan bağışıklık yetmezliği virüsü, bulaşırsa ilaç tedavisi başladıktan 6-12 ay sonraki süre içinde ilaca dirençli virüs belirtileri ortaya çıkmaya başlar.

Antibiyotik kullanımı arttıkça, bu antibiyotiklere dirençli bakteriler de artar, böylece kazanılanlar aynı hızla yitirilir (Şekil 1.2). Bu neden oluyor? İlaçlar, bakteri genlerinde ilaca-dirençli mutasyonlara neden olur mu? Mutasyonlar, ilaçla karşılaşmadan da ortaya çıkar mı?—ilaçla karşılaşmamış bakteri toplumlarında da mevcut mudur? Bir ilaca, dirençliliğe kaç mutasyon yol açar? Hangi sıklıkla bunlar ortaya çıkar? Mutasyonlar bir bakteriden ötekine yayılır mı? Bakteri ya da virüslerin aynı türü arasında mı yayılır, yoksa farklı türler arasında geçiş olur mu? Canlının toplum büyümesi böyle mutasyonlarla nasıl etkilenir? Direncin evrimi ilaçların düşük dozları kullanılarak önlenebilir mi? Ya da yüksek dozlar ile? Farklı ilaçların kombinasyonu ile? Bir birey, ilaca dirençli canlıların enfeksiyonundan doktorun reçetesini aynen uygulayarak sakınabilir mi? Ya da her birey diğerleri kadar bilinçli olduğunda mı bu korunma söz konusu olabilir?

Evrimsel biyolojinin ilke ve yöntemleri bu sorulara ve toplumları etkileyen pek çok başka soruya bazı yanıtlar vermiştir. Evrimsel biyologlar ve evrimsel ilkelerle eğitilmiş diğer bilim insanları HIV'in şempanze ve mangabey maymunlarından insana geçişinin izini buldular (Gao vd. 1999; Kober vd. 2000). Hastalık taşıyan ve tahıl-zararlısı böceklerdeki insektisit direncinin evrimini araştırıp incelediler. Bunlar kimyasal olmayan zararlı böcek kontrol yöntemlerinin gelişmesine yardım ederken, yabanıl bitkilerden tahıl bitkilerine ve onlardan böceklere ve diğer hastalıklara genetik direncin nasıl taşındığı konusunda temel ilkeleri koydular. Biyoteknolojide yeni ilaçların ve diğer yararlı ürünlerin tasarımı için evrimsel ilke ve bilgiler kullanılmaktadır. Bilgisayar bilimi ve yapay zeka çalışmalarında, "evrim-



Şekil 1.2 İlaç direncinin gelişimi. Finlandiya'da 1978 ve 1993 arasında bir toplulukta penisilin-benzeri antibiyotiklerin kullanımının artışı ile, *Moraxella catarrhalisis* bakterisinin çocuklarda orta-kulak enfeksiyonlarındaki dirençli bakterilerin yüzdesinde görülen çarpıcı artış birbiri ile uyuşmaktadır (Levin ve Anderson 1999).

sel hesaplama" doğrudan evrim kuramından alınan ilkeleri kullanarak, karmaşık zaman çizelgeleri ya da radar verilerini işlemek gibi matematiksel olarak çözülmesi güç pratik probemlere yanıt bulmaya çalışır (Meagher ve Futuyma 2001; Bull ve Wichman 2001).

Bununla birlikte evrimsel biyolojinin önemi pratik kullanımının çok ötesine geçer. Kendimiz hakkında ne düşündüğümüz, evrimsel bir çerçeveyle derinden biçimlenmiş olabilir. İnsan çeşitliliğini nasıl açıklarız—özellikle hemen herkesin genetik ve fenotipik olarak biricikliği gerçeği karşısında. İnsan ırkları var mıdır? Eğer böyleyse, bunlar nasıl ayrılır ve bunlar nasıl ve ne zaman geliştiler? Şeker niçin tatlıdır? Davranışsal farklılık olarak erkek ve kadın arasındaki farkı ne açıklar? Ellerimiz ve gözlerimiz kadar çok karmaşık ve kullanışlı özellikler nasıl varoldu? Açıkca kullanışsız ya da hatta potansiyel olarak zararlı özelliklerimizden olan akıl dişi (yirmilik diş) ve apendis hakkında ne diyebiliriz? Niçin şifrelemeyen ve doğrusu kullanılmayan DNA insan genomunun yüzde 98'inden fazlasıdır? Neden yaşlanırız, yaşlılık geçiririz ve sonunda ölürüz? Tıp araştırıcıları maymunları, fareleri ve hatta meyve sineklerini (*Drosophila*) ve maya hücrelerini insan vücudundaki olaylar için niçin model olarak kullanabilirler? Böyle sorular ve bunların yanıtları evrimsel biyolojinin alanı içinde yatar ki, bu konuyla ilgili kapıyı, yaklaşık 150 yıl önce Charles Darwin açmıştır.

Darwin'den Önce

Darwin'in biyolojik evrim kuramı batı düşüncesindeki en devrimci fikirlerden birisi olup belki de bu alanda yalnız fizikteki Newton kuramı onunla boy ölçüşebilir. Bu kuram, Plato ve Aristo'dan köken almış olan egemen dünya görüşüne derinden meydan okumuştur. Platonun felsefesinde en önde gelen *eidos* kavramı "biçim" ya da "düşünce" idi. Bu üstün ideal form kusursuz olmayan şekilde yeryüzündeki gösterimleri ile taklit ediliyordu. Örneğin, hakiki bir eşkenar üçgenin gerçeği—"essence" (öz varlık)—çizdiğimiz ya da yaptığımız üçgenler tarafından eksik bir biçimde yakalanabilir. Aynı şekilde, atlar (ya da herhangi bir tür) değişmez bir öze sahiptir. Fakat her at bireyi kusurlar taşır. Bu özcülük **(essentializm)** felsefesinde, çeşitlilik arızi bir kusurdur.

Plato'nun özcülük felsefesi büyük oranda batı felsefesine Aristo ile girmiştir Aristo, Plato'nun değişmez öz kavramını, türlerin değişmez özellikleri bulunduğu fikrine dönüştürmüştür. Daha sonra Hıristiyanlar, Genesis (Tekvin)in kutsal hikayesini kelime kelimesine yorumlayarak her türün bugünkü formuyla Tanrı tarafından bireysel olarak yaratıldığı sonucuna ulaştılar. (Bu inanç "özel yaratılış" olarak bilinir). Hıristiyan düşüncesi, Platon ve Aristo tipi felsefeye özenilerek "mademki var olmak iyidir ve Tanrının yardımseverliği tamdır" savıyla, O'nun her yaratığın varlığını ihsan ettiği ve her birinin belirgin bir "öz"ünün bulunmasını tasarladığı şekline dönüşmüştür. Tanrı'nın yaratışı, düzen düzensizlikten üstün olduğu için bir planı izlemelidir: özellikle, cansız varlıklardan ilkel yaşam formlarına, bitkilerden omurgasızlara ve oradan daha yukarıda "yüksek" yaşam formlarına kadar giderek uzanan bir yaşam. İnsanoğlu, hem fiziksel ve hem de ruhsal bir varlık olarak, hayvanlar ve melekler arasında bir köprü oluşturdu. Bu "Yaratılışın Büyük Zinciri" ya da *scala naturae*, doğa dizisi (yaşama merdiveni ya da ölçeği) sürekli ve değişmez olmalıdır, çünkü değişim ilk yaratılıştaki kusuru akla getirecektir.

Onsekizinci yüzyıla kadar doğal bilimin rolü katalog yapmak ve yaratılışın planını açıkça göstererek Tanrı'nın hikmetini takdir etmemizi sağlamaktı. Carolus Linnaeus (1707–1778) *Systema Naturae* (Doğal Sistem) (1735) adlı kitabında çağdaş sınıflandırmanın çerçevesini kurdu ve böylece hayvan ve bitkilerin ayrıntılı sınıflandırması ile dünya çapında ün kazandı. Tüm bu işlere yaratılışın kalıbını keşfetmek umudu ile girişmişti. Linnaeus (Liné) "yakın" türleri bir cinse, "yakın" cinsleri bir takıma (Ordo'ya), aynen bu şekilde gider. Ona göre, "yakınlık" Yaratıcı'nın tasarımına ilişkin olmak anlamına geliyordu.

Yaratılışın kutsal kitaptaki öyküsünün harfi harfine doğruluğuna inanç, fiziksel olayların Newton'un açıklamaları ile başlayarak on yedinci yüzyılda gelişen daha çok materyalist (maddeci) görüşe yol açtı. Evrimsel düşüncenin temelleri, yıldızlar ve gezegenlerin kökeniyle ilgili kuramları ileri süren astronomlar, yeryüzünün çok

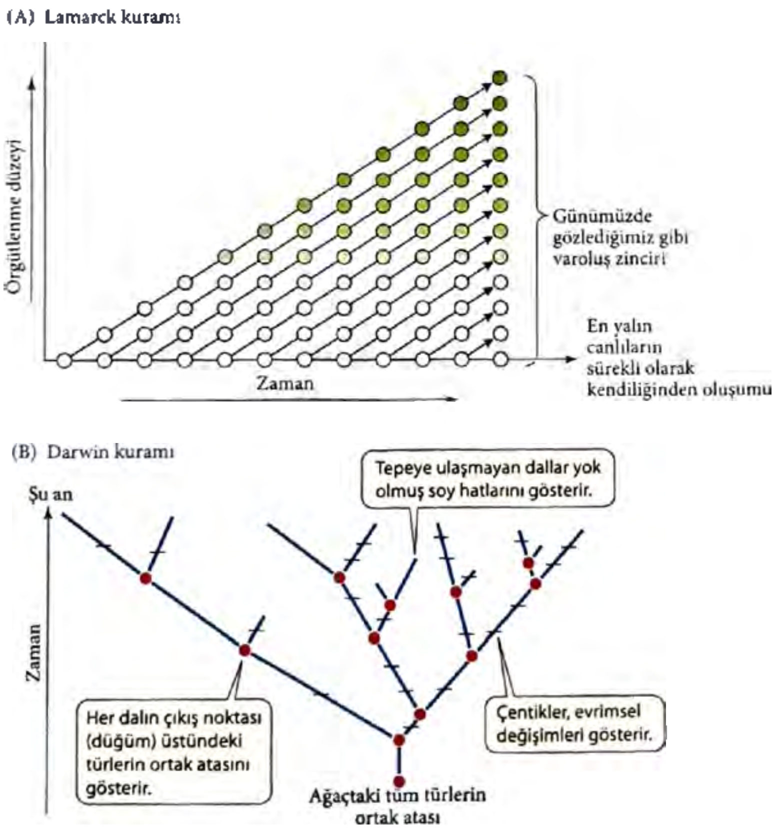
derin değişimlere uğradığı hakkında kanıtlar toplayan ve şimdi ortadan kalkmış olan pek çok yaratık tarafından işgal edildiğini ve çok yaşlı olduğunu söyleyen jeologlar (yerbilimciler) tarafından atılmıştır. Jeolog James Hutton ve Charles Lyell **birörneklilik (üniformitariyanizm)** ilkesini şöyle yorumladı: Aynı olayların geçmişte ve bugün işlediği ilkesini kabul ederek, jeolojinin gözlemleri şimdi gözleyebildiğimiz nedenlerle yorumlanmalıdır. Darwin, Lyell'in öğretilerinden çok etkilendi ve evrimi düşünürken birörnekliliği benimsedi.



JEAN-BAPTISTE PİERRE ANTONİE DE MONET, CHEVALİERDE LAMARCK

Onsekizinci yüzyılda birkaç Fransız filozof ve doğa bilimci türlerin doğal nedenlerle ortaya çıktığını ileri sürdüler. Darwin öncesi en göze çarpan evrimsel hipotez, *Philosophie Zoologique (Zooloji Felsefesi)* (1809) adlı kitabıyla Chevalier de Lamarck tarafından önerilen ve 18. yüzyıl evrim düşüncesinin en yüksek noktasını simgeleyen hipotezdir. Lamarck, her türün bireysel olarak cansız maddeden kendiliğinden oluşum (spontaneous generation) ile köken aldığını ve var oluş zincirinin tabanından başladığını ileri sürdü. "Sinirsel bir sıvı"nın her türde rol oynadığını söyleyerek, bunun zincir boyunca yükseklere doğru ilerlemeyi sağladığını belirtti. Türlerin ayrı zamanlarda ortaya çıktığını belirterek, böylece bizim şimdi yaşları farklı olan türlerin hiyerarşisini gördüğümüzü söyledi (Şekil 1.3A).

Lamarkck, türlerin bir türden diğerine gereksinimleri farklı olduğu için farklı olduğunu, dolayısıyla bazı organ ve uzuvlarını diğerlerinden daha çok kullandığını ileri sürdü. Organlar ne kadar çok kullanılırsa "sinirsel sıvı"yı o kadar çok çeker ve tıpkı çalışan kasın güçlenmesi gibi, onu büyütür, Lamarck, dönemindeki birçok kişi gibi, bir kişinin yaşamı sırasında edindiği bu şekildeki değişimlerin kalıtsallığına inandı. Bu ilkeye **edinilen özelliklerin kalıtımı** denir. Lamarck kuramının en ünlü örneği, zürafalar, başlangıçta boyunları kısaydı fakat yükseklerdeki yapraklara uzanmaya çalışırken, boyunları uzadı; uzun boyunlar kalıtlandı ve kuşaklar boyunca zürafaların boyunları giderek uzadı. Bu durum herhangi bir zürafanın veya tüm zürafaların başına gelebilirdi, böylece yaşamları sırasında değişen bireylerden oluşan türün tüm bireyleri uzun boynu edinilebilirdi. (Şekil 1.4A'ya bkz.).



Şekil 1.3 (A) Lamarck'ın organik ilerleme kuramı. Zamanla kendiliğinden oluşumla türler meydana gelir ve herbiri örgütlenme derecesinde yukarı doğru evrimleşir böylece bir *scala naturae* ya da yaratılış zinciri denen ve yeni oluşmuş yalın yaşam biçimlerinden daha karmaşık ve eski biçimlere kadar değişen zinciri ortaya çıkar. Lamarck'ın şemasında türler ortak atadan köken almaz. (B) Darwin'in değişerek türeme kuramı bir filogenetik ağaçla gösterilir Soy hatları (türler) ortak atalardan gelir, zamanla çeşitli değişimlere uğrar. Bazıları (en soldaki soy hatları gibi) atasal formlardan daha az değişime uğrayarak, diğerleri daha çok değişime uğrayarak (en sağdaki soy hatları) evrimleşir (A, Bowler 1989'dan).



CHARLES ROBERT DARWIN

Lamarck'ın fikirleri hayatı boyunca çok az etki yarattı, çünkü kısmen saygın zoologlar tarafından fikirleri eleştirilmiş ve kısmen de Fransız devriminden sonra Fransa'dan çıkan fikirlere bir çok başka ülkede kuşkuyla bakılmıştır. Lamarck'ın evrimin işleyişi ile ilgili fikirleri yanlıştı, fakat yine de o, kendi içinde tutarlı bir evrim kuramını ilk olarak ileri sürme onurunu hak etmektedir.

Charles Darwin

Charles Robert Darwin (Şubat 12, 1809–Nisan 19, 1882) bir İngiliz doktorunun oğluydu. Kısa bir süre Edinburg'ta tıp eğitimi gördü, daha sonra, papazlık mesleğini edinmek üzere eğitim almak üzere Cambridge Üniversitesine geçti. Genç bir adam olarak İncil'in harfi harfine olduğuna inanıyordu. Doğa tarihiyle tutkulu bir ilgisi vardı ve fakültesindeki doğa bilimcileri ile dost oldu. 1831'de H. M. S *Beagle* gemisine doğa bilimci olarak çağrıldıktan sonra yaşamı tümüyle değişti; Britanya donanması bu gemiyi Güney Amerika sularının haritasının yapılması için gönderiyordu.

Beagle'ın gezisi Aralık 1831'den 2 Ekim 1836'ya kadar sürdü. Gemi Güney Amerika kıyılarında yolculuk ederek bir kaç yıl geçirdi. Burada Darwin, Brezilya yağmur ormanlarının ve Arjantin çayırlarının (pampa) doğa tarihini gözlemledi ve Galapagos Adalarında (Ekvador Cumhuriyeti kıyısından yaklaşık 1000 km batısında, pasifik okyanusunun ekvator çizgisi üzerinde) durdu. Gezi sırasında Darwin başarılı bir doğa bilimci oldu, örnekler topladı, sayısız jeolojik ve biyolojik gözlemler yaptı. Ayrıca mercan etollerinin oluşması ile ilgili yeni (ve doğru) bir kuram geliştirdi. Dönüşünden hemen sonra kuşbilimci John Gould, Darwin'in Galapagos Adalarından topladığı ispinoz kuşlarına ait örneklerin bir adadan ötekine önemlii farklar gösterdiğini, o nedenle de ayrı türleri temsil ettiğine işaret etti. Darwin gördüğü dev kaplumbağaların da bir adadan ötekine ayrıldığını hatırladı. Bu gerçeklerle birlikte Güney Amerika'da bulduğu taşıllar ile yaşayan memeliler arasındaki benzerlikler, onun farklı türlerin ortak atalardan evrimleştiği kanısını tetikledi.

Darwin'in kendisini rahatça yaşatacak ekonomik durumu, onun geri kalan ömrünü tümüyle biyolojik çalışmaya (Her ne kadar geziden sonra tüm yaşamı boyunca kronik bir hasta olsa da) vermesini sağladı. Evrime ait yığınla kanıt topladı ve bunların akla yatkın nedenleri üzerinde uzun süre düşündü. Eylül 28, 1838'de ekonomist Thomas Malthus'un bir makalesini okudu. Malthus, insan toplumunun büyüme hızının besin kaynaklarının artış hızından daha yüksek olduğunu savunuyordu, böylece kontrol edilmeyen nüfus artışının kıtlığa götürmesi gerektiğini söylüyordu. Bu, Darwin'in büyük düşüncesi için esin kaynağı oldu, düşünce tarihinin en önemli fikirlerinden birisi olan: **Doğal Seçilim**'di. Darwin otobiyografisinde, şöyle yazmıştı: Hayvanlar ve bitkiler hakkında uzun süren alışılmış gözlemlerden başlayarak heryere giden "var olma savaşımı düşüncesini kavramaya iyice hazırken, bidenbire yararlı çeşitlerin korunacağı ve yararsız olanların yok edileceği düşüncesi ile aniden çarpıldım." Başka deyimle, eğer bir türün üstün özellikler taşıyan bireyleri aşağı özellikler taşıyanlara göre daha başarılı olarak yaşıyor ve ürüyorsa ve eğer bu farklılık kalıtlanıyorsa türün ortalama özelliği değişecektir.



ALFRED RUSSELL WALLACE

Konunun ne denli çekişmeli olduğuna dikkat ederek, Darwin sonraki yirmi yılını daha evrim hakkında kanıtlar toplayarak ve kendi fikirlerini yayınlamadan önce araştırıcıları izleyerek geçirdi. 1844'te kendi için (özel) bir taslak kaleme aldı; 1856'da, sonradan *Natural Selection* (Doğal seçilim) adını koymaya niyetlendiği bir kitaba başladı. Bunu tamamlayamadı, çünkü 1858 de genç bir doğacı olan Alfred Russel Wallace'tan (1823–1913) bir metin aldı. Wallace Malaya Adalarında örnekler toplarken doğal seçilimi bağımsız olarak düşünmüştü. Darwin, Londra'daki önemli bir bilimsel derneğin toplantısında 1844'teki müsvettesinden yaptığı özeti sözlü olarak sunarken, Wallace'ın manuskripti de okundu. Daha önce niyetlendiği kitabın bir özetini yazmaya başladı. Bu "özet"* 490 sayfa olup Kasım 24, 1859'da yayımlandı ve başlığı *"On The Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life"* idi. (Doğal Seçilimle Türlerin Kökeni, ya da Yaşam İçin Savaşımda Ayrıcalık taşıyan Irkların Korunması). Kitap kısa sürede Darwin'e şöhretle birlikte **tartışmalı** bir kimlik kazandırdı.

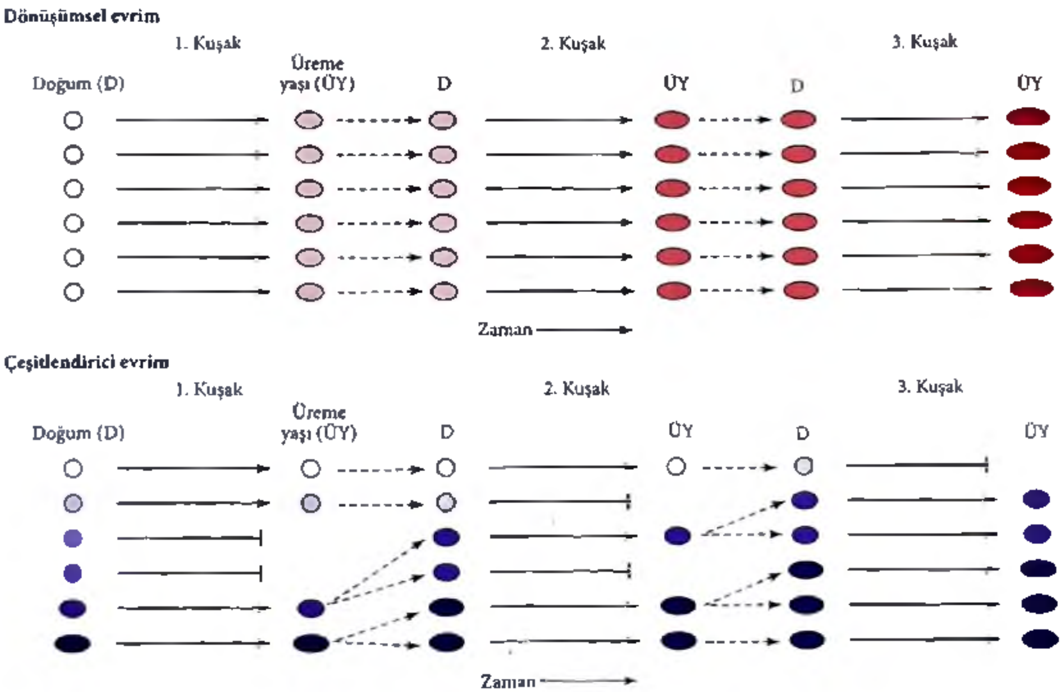
Yaşamının geri kalanında okumayı ve çok çeşitli konularda yazışmayı sürdürdü. *Türlerin Kökeni*'ni gözden geçirerek altı baskı yaptı, her çeşit deneyi (özellikle bitki-

lerle) gerçekleştirdi ve pek çok makale ve kitap yayımladı. Bunlar arasında *"İnsanın Türeyişi"* en iyi bilinenidir. Darwin'in kitapları onun bastırılamaz (engellenemez) bir merakla sorgulayıcı olduğunu, biyolojinin tümüyle hayranı, hipotez kurmada ve hipotezlerle ilgili kanıtları bulmada yaratıcı olduğunu göstermektedir. Görünüşte ne kadar basit olsa da biyolojideki her bir gerçeğin tutarlı ve birleştirici bir dünya anlayışına uyması gerektiğinin bilgece farkındaydı.

Darwin'in Evrim Kuramı

Türlerin kökeni iki büyük sava sahiptir. Birincisi Darwin'in **değişerek türeme** kuramıdır. Bu kuram tüm türlerin, bugün yaşayanlar ya da ortadan kalkmışlar dahil, kesintisiz olarak bir ya da birkaç ilk yaşam formundan köken aldığını söyler (Şekil 1.3B). Ortak atadan ayrılan türler başlangıçta çok benziyordu, fakat uzun zaman aralıkları boyunca farklılıklar birikti, bu nedenle bazı canlı türleri şimdi birbirinden çok farklıdır. Evrim süreci hakkında Darwin'in algılaması ile Lamarck'ınki birbirinden çok farklıdır, çünkü Lamarck'ın kuramında ortak ata kavramı hemen hemen hiç yoktur.

Darwin'in *Türlerin Kökeni* kitabının ikinci konusu, Darwin kuramındaki evrimsel değişimin nedensel etkenleridir. Bu da doğal seçilim kuramıdır: "Eğer şimdiye kadar varolmuş herhangi bir organik varlıkta çeşitlilik yararlı ise, böyle tanımlanan bireyler yaşam savaşımında en yüksek şansla korunacaklardır. Kalıtımın güçlü ilkesinden hareketle, bunlar benzer şekilde tanımlanmış yavru döller üretme eğiliminde olacaklardır. Bu koruma ilkesini ya da en başarılı ya da uyumlu olanın yaşamda kalışını, ben **doğal seçilim** olarak isimlendirdim." Bu kuram, değişimin VARYASYONAL KURAMI (ÇEŞİTLİLİĞE BAĞLI KURAMI) olup Lamarck'ın canlı bireylerin değiştiği TRANSFORMASYONAL KURAMI'ından (DÖNÜŞÜMCÜ KURAM) büyük farklılık gösterir. (Şekil 1.4).



Şekil 1.4 Üç kuşak boyunca gösterilen dönüşümcü ve çeşitlendirici evrim değişimleri arasındaki zıtlığın çizim ile gösterilmesi. Her kuşakta, bireyler yaşamlarının erken ve geç dönemlerinde temsil edilmiştir. Her kuşağın sol sütunundaki bireyler, bir önceki kuşağın sağ sütunundaki bireylerinin yavru dölüdür. Dönüşümcü evrimde, bireyler yaşamları süresince değişir ve bunların yavrudolü bu değişimlerle doğar. Çeşitlendirici evrimde, canlı tarihinin başlarında kalıtsal olarak farklı olan formlar dönüştürülmez, fakat bunun yerine yaşamda kalış ve üreme başarısı bakımından farklı olan genotiplerin oranları bir kuşaktan diğerine değişir.

Çoğu kez "Darwin'in evrim kuramı" olarak bilinen bu kuram gerçekte beş kuramı içerir (Mayr 1980a):

1. *Evrim* öyle bir basit önermedir ki canlıların soy çizgilerinin özelliği zamanla değişir. Bu düşünce ilk olarak Darwin'inden çıkmamıştır, fakat Darwin evrim için çok sayıda inandırıcı kanıt sıralamış olduğu için pek çok biyolog kısa sürede evrimin gerçekleştiğini kabul etmiştir.
2. *Ortak köken*, evrimin kökten farklı olan bir görüşü olup, bu görüş Lamarck'ın önerdiği şemadan çok farklıdır (Şekil 1.3'e bkz.). Darwin, türlerin ortak atalardan ayrıldığını ilk kez iddia eden ve yaşamın tümünün bir büyük aile olarak görülebileceğini öne süren kişidir.
3. *Basamaklı değişim (gradualizm)* Darwin, birbirinden çok farklı canlılar arası ayrılıkların giderek artan tarzda küçük adımlarla ara formlar vasıtasıyla evrimleştiğini önermiştir. Bu hipotezin bir seçeneği ise, büyük ayrılıkların ara formlar olmadan sıçramalarla evrimleşmesidir.
4. *Toplumsal değişim*, Darwin'in bir toplumdaki farklı kalıtsal özelliklere sahip olan bireylerin oranlarındaki değişimlerle evrimin gerçekleşeceği yolundaki tezidir (Şekil 1.4B'ye bkz). Bu kavram tamamen yeni bir fikirdir ve hem yeni türlerin sıçrama yoluyla aniden ortaya çıkışı ile ve hem de Lamarck'ın evrimsel değişimin bireylerin dönüşümü ile olacağını açıklaması ile zıttır.
5. *Doğal Seçilim* Darwin'in dahice hipotezidir, bağımsız olarak Wallace tarafından da düşünülmüştür. Değişik tipteki bireylerin bir kısmındaki değişimler, bunların yaşamda kalma ve üreme yeteneklerindeki farklılıklarla ortaya çıkar ve böylesi değişiklikler uyarlanmaların **(adaptasyon)** evrimiyle sonuçlanır. Bu özellikler canlıların çevrelerine uymak üzere tasarlanmış görüntüsünü verir: Doğal seçilim kavramı yalnız biyoloji'de değil bir bütün olarak Batı düşüncesinde de devrim yarattı.

Darwin, ortak atanın çeşitli yavru döllerinin farklı özellikleri evrimleştireceğini çünkü bunların değişik "yaşam koşulları"—çeşitli habitatlar ya da alışkanlıklar gibi—altında uyum sağlayıcı olduğunu önerdi. Dahası, çekişme baskısı, değişik türlerin farklı besinleri ya da yaşam alanlarını kullanmalarına neden olur. Darwin, bir tür atasından ne kadar ileri düzeyde ayrılırsa ayrılsın, yeni kalıtsal çeşitlerin ortaya çıkmaya devam edeceğine inandı. Böylece, yeteri kadar zaman olursa, ortaya çıkabilecek farklılaşmanın hiçbir belirgin sınırı olmayacaktır.

Öyleyse bu kalıtsal çeşitlilik nereden kaynaklanıyor? Bu Darwin'in kuramındaki en büyük boşluktu ve kendisi bu boşluğu hiç dolduramamıştır. Problem önemliydi, çünkü önceki güçlü KARIŞIMSAL KALITIM inancına göre çeşitlilik azalmalı, artmamalıdır. Yavru dölün çoğu kez atasoylar arasındaki özellikler bakımından ara değerde (renk ya da büyüklük gibi) olduğuna, karakterlerin sıvılar gibi kalıtlandığına—farklı boya renkleri gibi—yaygın olarak inanılıyordu. Siyah ve beyaz boyaları karıştırırsak gri renkte bir sıvı oluşur, fakat iki gri renkteki boyayı karıştırmak siyah ve beyaz renkte sıvılar çıkarmaz: çeşitlilik azalır. Darwin gerçekten Gregor Mendel'in bu problemi 1865'te yayımladığı bir makale ile çözdüğünü hiç bilemedi. Mendel'in PARÇACIKLI KALITIM kuramı kalıtımın karışan sıvılar gibi olmadığını, fakat dölden döle değişmeden geçen maddeler şeklindeki etkenlere bağlı olduğunu öneriyordu—böylece çeşitlilik sürebilir. Bu maddelerdeki "mutasyon" kavramı (böyle taneciklere daha sonra gen adı verildi) 1900'den sonra gelişti ve uzunca bir süre açıklanamadı.

Darwin'den Sonraki Evrimsel Kuramlar

Her ne kadar *Türlerin Kökeni* muazzam tartışma yarattı ise de 1870'lerde pek çok bilim insanı, ortak atadan evrimin tarihsel gerçekliğini kabul etti. Ardından bunu ondokuzuncu yüzyılın sonunda ve yirminci yüzyılın başında taşılbilim (paleontoloji), karşılaştırmalı morfoloji ve karşılaştırmalı embriyolojideki "altın çağ"ı izledi. Bu sırada, taşıl kayıtlarında evrim ve canlılar arası ilişkiler hakkında büyük ölçüde bilgi toplandı. Fakat farklı disiplinler arasındaki bu oydaşım, Darwin'in evrimin nedeni olarak ileri sürdüğü doğal seçilim kuramına kadar genişlemedi. *Türlerin Kökeni*'nin yayımlanmasından yaklaşık 60 yıl sonra, birkaç taraftar Darwinci dışındaki tüm bilimciler doğal seçilimi reddetti ve yerine çok sayıda kuram önerdiler. Bunların arasında yeni-Lamarckçı, ortogenetik ve mutasyoncu kuramlar bulunuyordu (Bowler 1989).

YENİ-LAMARKÇILIK (NEO-LAMARCKISM) bir canlının yaşam süresi boyunca edindiği değişimlerin (Modifikasyon) kalıtımıyla ilgili eski düşünceye dayanan birkaç kuramdan oluşuyordu. Böyle değişimler, örneğin bitkilerde, sıcak ve kuru koşullarda büyüyen kalın yapraklar örneğinde olduğu gibi, gelişimdeki çevrenin doğrudan etkisi nedeniyle olabilirdi. Bir ünlü deneyinde August Weismann, birçok kuşak boyunca farelerin kuyruğunu kesti ve bunun sonraki kuşaklarda kuyruk uzunluğuna hiçbir etkisinin olmadığını gösterdi. Sonraki kapsamlı araştırmalar, belirli kalıtsal değişimlerin yarar sağlayıcı çevresel koşullar altında meydana gelebileceği konusunda hiçbir kanıt sağlamadı.

ORTOGENEZ kuramları, ya da "düz-hat evrimi" ortaya çıkan çeşitlerin belirgin amaçlara yönelik olduğu görüşünü savunur. Böylece bir tür, doğal seçilimin yardımı olmaksızın önceden saptanmış bir yönde evrimleşir. Bazı taşılbilimciler böyle eğilimlerin uyumsal olması gerekmediğini, hatta türü yok olmaya doğru sürüklediğini belirttiler. Ortogenez'i önerenlerden hiçbiri bunu açıklayacak bir mekanizma önermedi.


RONALD A. FISHER

MUTASYONCU kuramlar bazı genetikçiler tarafından öne çıkarıldı, çünkü bu genetikçiler mutasyon denen bir olayla ortaya çıkan tamamen farklı yeni fenotipleri gözlemişlerdi. Böyle mutant formların yeni türleri oluşturduğunu varsaydılar ve o yüzden doğal seçilimin tür kökenini açıklamak için gerekli olmadığına inandılar. Mutasyoncu fikirler ilk önce Hugo de Vries tarafından geliştirildi, Vries 1900'de Mendel'in unutulmuş makalesini yeniden "keşfeden" biyologlardan birisidir. Sonra da Thomas Hunt Morgan *Drosophila* genetiğinin kurucusu olarak mutasyoncu fikirlerin gelişimine katkı yaptı. En son etkili mutasyoncu Richard Goldschimidt (1940) idi. Başarılı bir genetikçi olmasına rağmen, yanlış olarak tür içi evrimsel değişimin yeni tür ve daha yüksek taksonların kökeninden çeşit olarak farklı olduğunu savundu. "Bunlar, aniden ortaya çıkarak tüm genomu yeniden düzenleyen şiddetli değişimlerdir", dedi. Her ne kadar böylesi çoğu yeniden düzenlemeler zararlı olsa da, birkaç "umut verici canavar" yeni grupların atası olabilirdi.


J. B. S. HALDANE

Evrimsel Bileşim

Bu Darwin karşıtı düşünceler 1930'lu ve 1940'lı yıllarda **evrimsel bileşim** (sentez) ya da **modern bileşimi** savunan kişilerce toplanılan kanıtlarla çürütüldü. Darwin'in kuramı genetikçi, sistematikci ve taşılbilimcilerin katkısı ile ilerletilip genetik gerçekler ile uzlaştırılınca Darwin karşıtı görüşler yalanlanabilmiştir (Mayr ve Provine, 1980; Smocovitis, 1996). İngiltere'de Ronald A. Fisher, John B. S. Haldane ve Amerika Birleşik Devletlerinde Sewall Wright toplum genetiğinin matematiksel kuramını geliştirdiler. Bu kuram, mutasyon ve doğal seçilimin *birlikte* uyumsal evrime neden olduğunu gösterdi. Mutasyon, doğal seçilime bir seçenek değil, onun bir hammaddesidir. Genetik çeşitliliğin incelenmesi ve doğal toplumlarda görülen değişimin çalışılması Rusya'da ilk kez Sergei Chetverikov ile başlayarak Theodosius Dobzhansky ile devam etmiştir; ancak bu ikinci araştırıcı Rusya'dan Birleşik Devletlere göçmüştür. *Genetik ve Türlerin Kökeni (1937)* adlı etkileyici kitabında Dobzhansky toplum genetikcilerinin düşüncelerini diğer biyologlara taşıdı, böylece onların evrimin genetik temellerinin önemini anlamalarında etkili oldu.

Modern bileşime önemli katkıda bulunan diğerleri arasında *Sistematik ve Türlerin kökeni (1942)* kitabıyla Zoolog Ernst Mayr; *Tür Üstü Düzeyde Evrim (1959)* kitabıyla Bernhard Rensch, *Bitkilerde Çeşitlilik ve Evrim* (1950) adlı yapıtıyla botanikci G. Ledyard Stebbins; *Evrimde yol ve yöntem* (1944), ve *Evrimin Temel Özellikleri* (1953) başlıklı yapıtlarıyla taşılbilimci George Gaylord Simpson sayılabilir. Bu yazarlar tür içinde işleyen mutasyon, yeniden birleşim (rekombinasyon) doğal seçilim ve diğer olayların (Dobzhansky bunlara **küçük ölçekli (mikro) evrim** dedi) *yeni türlerin kökenini ve evrimin* daha büyük, uzun süreli özelliklerini (**büyük ölçekli (makro) evrim**) açıklayabildiğini inandırıcı bir şekilde savundular.


SEWALL WRIGHT

Evrimin ana ilkeleri

Evrimsel sentezin başlıca savları, çağdaş evrimsel biyolojinin temelleridir. Bu ilkelerden bazıları, 1940'lı yıllardan beri genişletilmiş, açıklığa kavuşturulmuş ya da



ERNIST MAYR



G. LEDYARD STEBBINS, GEORGE GAYLORD SIMPSON, VE THEODOSIUS DOBZHANSKY

değiştirilmiş olmasına karşın, bugün pek çok evrimsel biyolog bunları temel olarak geçerli kabul eder. Bu ilkeler bu kitapta derinliğine tartışılacaktır.

1. *Fenotip* (gözlenen özellik) *genotip'ten* (bireyin DNA'sındaki genlerin takımı) *farklıdır;* canlı bireyler arasındaki fenotipik farklılıklar kısmen kalıtsal farklara ve kısmen de çevrenin doğrudan etkisine bağlı olabilir.
2. Bir bireyin fenotipini etkileyen çevresel etmenler, yavrudöle geçen genleri etkilemez. Başka bir deyişle, *edinilen karakterler kalıtlanmaz.*
3. Kalıtsal çeşitlilik *genler* denen taneciklere dayanır. *Bunlar dölden döle geçerken kimliklerini korurlar;* diğer genlerle *karışmazlar.* Bu yargı, birbirinden tümüyle ayrı her iki değişik özellik (örneğin mavi gözlerin karşısında kahverengi gözler gibi) ve sürekli değişen özellikler (örnek: vücut büyüklüğü, pigment yoğunluğu) için de doğrudur. Sürekli değişen özelliklerdeki kalıtsal çeşitlilik birkaç ya da pek çok ayrı gene dayanır; bunların her biri bu özelliği biraz etkiler (çok genli kalıtım).
4. Genler, çoğunlukla oldukça düşük bir hızda, eşit düzeylerde kararlı birbirinin seçeneği olan formlara (*aleller*) değişir, diğer bir deyişle mutasyona uğrar. Böyle mutasyonların fenotipik sonucu, farkedilemez düzeyden çok yüksek düzeye dek değişir. Mutasyonla beliren çeşitlilik farklı lokuslardaki aleller arasındaki yeniden birleşimle (rekombinasyon) arttırılabilir.
5. *Evrimsel değişim bir toplum olayıdır:* En temel şekliyle bir toplum içinde farklı genotipteki (bundan dolayı, çoğukez, farklı fenotipteki) canlı bireylerin bağıl bolluğundaki (sıklık ya da oranlar) bir değişimi gerektirir. Bir genotip kuşaklar boyunca diğer genotiplerin giderek yerini alır. Bu yerini alma olayı, yalnızca belirli toplumlarda ya da bir türü oluşturan tüm toplumlarda gerçekleşebilir.
6. Bir toplumu bir genotipten diğerine dönüştürmek için mutasyon hızı çok düşüktür ve yalnız başına etkili değildir. Bunun yerine, bir toplum içinde genotip oranlarındaki değişim, başlıca iki olayın herhangi biri ile ortaya çıkabilir: Genetik oranlardaki rastgele dalgalanmalar (genetik sürüklenme), ya da rastgele olmayan ve yüksek düzeyde yaşamda kalışa bağlı değişimler ya da bazı genotiplerin diğerlerine göre daha çok üremesi (yani doğal seçilim) ortaya çıkabilir. Doğal seçilim ve rastgele genetik sürüklenme aynı anda işleyebilir.
7. Belirli koşullarda çok küçük şiddette doğal seçilim bile, önemli ölçüde evrimsel değişimi gerçekçi bir zaman sürecinde meydana getirebilir. Doğal seçilim *türler arasındaki hem küçük ve hem de büyük ayrılıkları açıklayabilir;* ayrıca yeni özelliklerin evriminin en erken dönemlerini de açıklayabilir. Uyarlanmalar (adaptasyonlar) doğal seçilimin biçimlendirdiği özelliklerdir.
8. Doğal seçilim, alel frekanslarını (sıklıklarını) arttırarak çeşitliliği ilk sınırlarının ötesine taşımak suretiyle toplumları değiştirebilir. Aynı özellikleri etkileyen diğer genlerle gerçekleşen yeniden-bileşimle yeni fenotiplere yol açabilir.

9. Doğal toplumlar genetik olarak değişkendir, bu nedenle çevresel koşullar değiştiği zaman sıklıkla ve hızla evrimleşir.
10. Farklı coğrafi bölgelerde bulunan bir türe ait toplumlar, kalıtsal bir temeli olan özellikler bakımından farklılık gösterebilir.
11. Farklı türler arasındaki çeşitlilik ve aynı türün farklı toplumları arasındaki çeşitlilik çoğu kez birkaç ya da birçok gen farklılığına dayanır; bu gen farklarının çoğu küçük fenotipik etki gösterir. Bu örüntü, türler arasındaki farklılıkların daha ziyade küçük adımlarla evrimleştiği hipotezini destekler.
12. Bir türün coğrafi toplumları arasındaki farklar çoğu kez uyumsaldır (adaptif) ve böylece doğal seçilim sonucu ortaya çıkmıştır.
13. Fenotipik olarak farklı genotipler çoğunlukla kendi içinde çiftleşerek üreyebilen (interbreeding) tek bir toplumda bulunur. Türler basit olarak fenotipik farklılıklarla tanımlanmaz. Farklı türler, daha çok, bağımsız "gen havuzları"nı temsil ederler; diğer bir deyişle, türler kendi içinde çiftleşerek üreyebilen ve potansiyel olarak çiftleşebilen bireylerin böylesi başka gruplarla gen alışverişi yapmadığı gruplardır.
14. Türleşme, bir tek ortak atadan iki ya da daha çok türün köken almasıdır. Türleşme genellikle coğrafi olarak ayrılmış toplumların genetik farklılaşması ile meydana gelir. Coğrafi ayrılma nedeniyle, tür içi çiftleşmeler başlangıç halindeki genetik farklılıkların gelişmesini önlemez.
15. Canlılar arasında, aynı cinse, farklı cinslere, farklı ailere ve daha yüksek taksonomik birimlere dahil olan türler arasında fenotipik özelliklerin çok fazla geçiş çeşitleri bulunur. Böyle gözlemler, yüksek taksonların, "yeni tipler"in mutasyonlarla ortaya çıkması yerine, küçük değişimlerin uzun ve sıralı birikimi ile oluştuğuna kanıt sağlar.
16. Taşıl kayıtlarında pek çok farklı canlı çeşidi arasında çok fazla boşluk bulunmaktadır. Böyle boşluklar taşıl kayıtlarının tam olmaması ile açıklanabilir. Fakat, taşıl kayıtları aynı zamanda, açıkça atasal olan bir canlı ile bundan türemiş çok farklı canlılar arasında geçiş örneklerini de içerir. Bu veriler şu hipotezi destekler: Büyük farklılıkların evrimi artarak ilerler. Bunun için, toplum ve türlerin evrimini açıklayan ilkeler, daha yüksek taksonların evrimini kestirmede kullanılabilir.

Modern Bileşimden Bugüne, Evrimsel Biyoloji



MOTOO KIMURA

Evrimsel bileşimden beri, pek çok araştırma bu kuramın temel ilkelerini dikkatle inceledi ve sınadı. 1950'lerden başlayarak ve o günden beri hızlanarak, genetik ve moleküler biyolojideki ilerlemeler evrim araştırmalarında gerçekten devrim yaptı ve moleküler evrim gibi tamamen yeni araştırma alanlarını açtı. Moleküler biyoloji, mutasyon, genetik çeşitlilik, tür farklılığı, gelişim ve yaşamın filogenetik tarihi gibi konularda çok sayıda evrimsel alanda inceleme için araçlar sağladı.

1960 ortalarından beri evrim kuramı, ekoloji, hayvan davranışı, üreme biyolojisi gibi konuların içine girdi. Canlıların belirgin kimi özellikleri için, örneğin ömür uzunluğu, ekolojik dağılım ve sosyal davranış gibi konularda ayrıntılı kuramlar geliştirilerek bunların evrimi incelendi. Taşıl kayıtlarının etkileyici biçimde yorumlamasıyla ve filogenetik ilişkileri belirlemek için geliştirilen yeni yöntemlerle, makroevrim konusunda yeni atılımlar sağlanmıştır. Daha ileri moleküler yöntemler geliştirildikçe tümüyle yeni evrimsel araştırma alanları gelişti. Bu alanlar arasındaki MOLEKÜLER EVRİM (genlerdeki değişimin tarihi ve süreçlerin çözümlenmesi) içinde MOLEKÜLER EVRİMİN YANSIZ ALEL KURAMI özellikle önemli olmuştur. Bu hipotez özellikle Motoo Kimura (1924–1994) tarafından geliştirilmiştir ve DNA dizilerindeki evrimin ağırlıkla doğal seçilimden çok genetik sürüklenme ile olmasına dayanır. EVRİMSEL GELİŞİM BİYOLOJİSİ, gelişime bağlı olayların hem nasıl evrimleştiğini ve hem de evrimi nasıl sınırladığını anlamaya çalışan heyecanlı bir alandır. Bu bilim dalı çok hızlı ilerleyen gelişim biyolojisine sıkıca bağlı olan bir biyoloji alanıdır. Çoklu genler ya da hatta tüm genomlardaki çeşitlilik ve evrimle ilgili olan EVRİMSEL GENOM BİLİM, yeni bir bilim dalı olarak doğmaktadır. Bu alanlardaki ilerlemeler,

güçlü araştırmalar, yeni keşifler ve evrimsel biyolojideki bitmez tükenmez konular üzerindeki, (uyarlamaların (adaptasyonlar) ve yeni türlerin evrimi gibi), yeni fikirler ile tamamlanır. Şimdi evrimi öğrenmek—ya da evrimsel biyolog olmak için-heyecan verici bir zamandır.

Felsefi Konular

Evrimin felsefi ve sosyal yansıması hakkında binlerce sayfa yazılmıştır. Darwin, yeterli zaman olması durumunda türün tüm özelliklerinin değişeceğini, hatta kökten değişebileceğini savundu. Böylece, batı felsefesine Plato ve Aristo'dan geçmiş olan özcülüğü (essentializmi) reddetti ve bunun yerine çeşitliliği koydu. Darwin aynı zamanda dünyanın durağan olduğu kavramının oldu—ki bu kavram, gerçekte Yaratıcı'nın mükemmel yaratması ile eşdeğerdedir—değişmesine yardımcı ve onun yerine durmadan değişen dünya kavramını getirdi. İnsan türü dahil, tüm canlıların durağan olmadığı ve değişimin bir doğal düzen olduğu düşüncesi Darwin tarafından yaygınlaştırmıştır.

Hepsinden önemlisi Darwin'in, rastgele, amaçsız çeşitlilik üzerinde, kör ve amaçsız doğal seçilimin işlemesi kuramı, "Niçin?" ile başlayan nerdeyse tüm sorulara devrimci yeni çeşit bir yanıt sağladı. Darwin'den önce hem felsefeciler ve hem de genelde insanlar "Niçin?" sorularına bir amaçla yanıt verirlerdi. Mademki ileriyi düşünme yeteneği olan zeki bir akıl, amaca sahip olabilir, "Neden bitkilerin çiçeği var?" Ya da "niçin elma ağaçları vardır? Ya da hastalıklar, depremler?" gibi sorulara ancak, Tanrının olası bir amaçla bunları yarattığı düşlenerek yanıt verilebilirdi. Bu çeşit bir açıklama, Darwin'in doğal seçilim kuramı ile bütünüyle gereksiz kılındı. Evrende akıllı tasarımın en belirgin kanıtı olarak uzun süredir sözü edilen canlıların uyarlanması sorunu, yalnız mekanik nedenlerle açıklanabilirdi. Evrimsel biyologlar için, manolyanın çiçeği bir *işleve* sahiptir, fakat bir *amaca* sahip değildir. Türün üremesi için tasarımlanmamıştır, güzelliği ile bizi keyiflendirmek için de değil. Bunun yerine, manolyaların parlak renkli çiçek taşıyanları, donuk renkli olanlara göre bir sonraki kuşağa daha çok katkıda bulunduğu için ortaya çıktı. Tümüyle maddesel olan bu açıklamanın sarsıcı anlamı, insan davranışı durumu hariç, bulunabilecek ya da çağrılabilecek hiçbir tasarım, amaç ya da hedefi bu doğal dünyanın hiç bir yerinde bulamayız, ne de bunlar için bir kanıt arayabiliriz.

Vurgulanması gerekir ki, tüm bilimler Darwin'in biyolojiye uyguladığı düşünce yolunu benimsemeye başladılar. Astronomiciler, uydular ya da supernovaların amacını aramıyorlar, kimyacılar da hidrojen bağlarının amaçlarını. Amaç kavramı, bilimsel açıklamada hiç rol oynamaz.

Etik, Din ve Evrim

Bilim dünyasında, evrim gerçekliğinden 100 yıldan daha uzun bir süre kuşku duyulmadı. Fakat ABD ve diğer bazı ülkelerde, evrim aşırı derecede tartışmalı bir konu olmaya devam etmektedir. Yaratılışçı hareket evrimin okullarda okutulmasına karşı çıkıyor ya da yaratılışçı inançlara en azından eşit zaman ayrılmasını istiyor. Böyle bir karşı çıkış, evrim biliminin, Tanrı'nın varlığını yadsıması korkusundan ortaya çıkıyor ve ardından ahlaklı ya da erdemli davranışın kurallarının temelini yadsıyacağı düşünülüyor.

Evrimin tarihi ve mekanizmaları konusunda bildiklerimiz, harfi harfine doğru olarak kabul edilen İncil'deki yaratılış öykülerinin söylemi ile kesinlikle uyuşmaz. Bunun gibi, insanların tasarladığı diğer yaratılış öykülerinin yüzlercesiyle de uyuşmaz. İncil'deki bazı paragraflar fizik, jeoloji ve diğer doğal bilimlerle de uyuşmaz. Fakat evrimsel biyoloji doğa üstü varlığın bulunuşunu ya da insan ruhunu yalanlar mı? Hayır, çünkü bilim-evrim biyolojisi dahil-böyle sorularda sessizdir. Kendi doğası itibariyle bilim, yalnız maddesel sebeplerle ilgili hipotezleri araştırır ve bunlarla ilgilenir. Doğaüstü olguları sınayamaz ya da onların doğal olaylara karışmasıyla ilgili değildir.

Evrimsel biyoloji, tıpkı fiziksel bilimlerin deprem ve ay tutulmasını açıkladığı gibi, türlerin uyarlanması ve çeşitlenmesini maddesel nedenlerle açıklamıştır. Bilimlerin sürekli yaygınlaşıp gelişmesi ile doğaüstü yaratıcının varlığı ile açıklanan konular gerçekten giderek daha da azalmaktadır. Fakat bilim böyle bir varlığı ne yalanlar ne de destekler. Gerçekten, bazı evrimsel biyologlar yürekten dinine bağlı ve birçok papaz, hahamı ve din adamı gibi bilim insanı olmayan kişiler de dinsel inançlarını ve evrime inançlarını birlikte korurlar.

Herhangi bir yerde etik ve moral değerler bulunmak isteniyorsa, bunu bilim içinde aramamak gerekir ve kesinlikle evrimsel biyolojide bulunamaz. Evrime karşı çıkanlar, doğal seçilimle evrimi "güç, kişiyi haklı kılar" ilkesini haklı çıkardığı için suçlarlar. Kesinlikle birden çok diktatör ya da emperyalist, doğal seçilim "yasa"sını kullanarak vahşet yaratmıştır. Ancak, evrim kuramı böyle bir davranış için kural oluşturmaz. Diğer bilimler gibi dünyanın nasıl *olduğunu* tanımlar, nasıl *olması gerektiğini* tanımlamaz. "Doğal olanın" "iyi" olduğunun kabul edilmesine felsefeciler DOĞACI YANLIŞ DÜŞÜNME (NATURALISTIC FALLACY) adını verirler.

Çeşitli hayvanlar işbirliği, monogami, çekişme, yavru öldürme ve benzerleri gibi davranış tipleri geliştirmişlerdir. Bu tip davranışların zorunlu olup olmadığı, ahlaka uygun olup olmadığı bilimsel birer soru değildir. Doğal dünya ahlak dışında kalır ve ahlakı kapsamaz. Buna karşın, doğal seçilim kavramı ve evrimsel ilerleme "doğa yasası" olarak görülmüştür ve bu söylemle Marx sınıf mücadelesini haklı görmüş; bununla Sosyal Darwinciler (geç 18. ve erken 19. yüzyılda) ekonomik çekişmeyi ve emperyalizmi haklı göstermişler ve yine bu anlayışla biyolog Julian Huxley insancıllığı (humanitarianism) doğru saymıştır (Hofstadter 1955, Paradis ve Williams 1989). Tüm bu fikirler felsefi olarak savunulamaz "doğa yanılması" örnekleridir. Aslanların ve Langur maymunlarının çocuklarını öldürmeleri bunun insanlar için doğru olduğunu göstermez ve evrim, insan etiği için hiçbir temel sağlamaz.

Bir Gerçek ve Kuram Olarak Evrim

Evrim bir gerçek mi, teori (kuram) mi, yoksa bir hipotez (varsayım, önerme) midir? Biyologlar çoğu kez "evrim kuramı" derler, ancak çoğunlukla burada kullanılan anlamı ile bilim adamı olmayanların amaçladıkları anlam birbirinden çok farklıdır.

Bilimde, **hipotez**, doğru olabilecek bir olayın, bilgiye dayanan bir kestirimi ya da açıklamasıdır. Bir hipotezin başlangıçta desteği zayıf olabilir, fakat geçerli bir gerçek olma noktasına dek destek görmeye devam edebilir. Copernicus (Kopernik) için yerin güneş etrafında dönüşünün desteği zayıftı; daha sonra çok destek görmüş bir hipotez olduğu için onu bir gerçek olarak kabul ederiz. Pekçok felsefeci (ve bilimciler), mutlak kesinlikle ilgili hiçbirşey bilmediklerini düşünürler. Biz ise, çok fazla kanıtla destek gören hipotezlere gerçek adını vermekteyiz.

Günlük kullanımı ile "kuram" desteksiz ve dayanaksız bir kestirimdir. Bir çok sözcük gibi, bu terimin de bilimdeki anlamı farklıdır. Bir **bilimsel kuram**, çeşitli gözlemleri açıklayan, akıl yürütme ve kanıtlara dayanan, olgun, birbiri ile tutarlı bağlantılı söylemlerdir. Ya da **Oxford İngilizce Sözlük**'ten alıntı yaparsak, "bir kuram, bir olgular grubu ya da olayların yorumlanması ya da açıklanması olarak kabul edilen düşünceler sistemi ya da düzenidir; gözlem ve deneylerle doğrulanmış ve yerleşmiş olan bir hipotez, bilinen gerçekleri açıklamak üzere ileri sürülen ve kabul gören açıklama; genel yasalar, ilkeler olarak bilinen ya da gözlenen bazı şeylerin nedenleriyle ilgili bir açıklama". Böylece atom kuramı, quantum kuramı, levha tektoniği kuramı, çok çeşitli olay ve olguları açıklayan, kanıtlarla güçlü biçimde desteklenen birbiri ile ilişkili düşüncelerin ayrıntılı bir düzenidir

Bu tanımlamalara göre evrim bir gerçektir. Fakat "*evrim gerçeğini açıklayan evrim kuramı*'dır.

Türlerin Kökeni'nde Darwin aslında iki ana hipotez ileri sürdü: Canlılar, ortak atadan değişerek türemişlerdir. Ve değişimin asıl nedeni kalıtsal çeşitlilik üzerinde işleyen doğal seçilimdir. Değişerek türeme için Darwin bol bol kanıt sağladı. Darwin'den bugüne dek taşılbilim, türlerin coğrafi dağılımı, karşılaştırmalı ana-

tomi, embriyoloji, genetik, biyokimya ve moleküler biyoloji'den elde edilen yüzlerce/binlerce gözlem ile bu hipotez doğrulandı. Böylece ortak atadan değişerek türeme hipotezi, uzun süredir bilimsel bir gerçek durumundadır:

Değişimin *nasıl* ortaya çıktığının ve atalardan *nasıl* çok çeşitli yavru döllerin doğduğunun açıklanması evrim kuramının özünü oluşturur. Şimdi Darwin'in kalıtsal çeşitliliğin üzerinde işleyen doğal seçilim hipotezinin doğru olduğunu biliyoruz, fakat ayrıca evrimin, Darwin'in farkına vardığından daha çok nedeni olduğunu da biliyoruz. Ayrıca doğal seçilim ve kalıtsal çeşitliliğin Darwin'in varsaydığından daha karmaşık olduğunu da biliyoruz. Evrimin nedenleri üzerine bir düşünceler sistemi, mutasyon, yeniden bileşim, gen alış-verişi, yalıtım, rastgele genetik sürüklenme, doğal seçilimin birçok biçimi ve diğer etmenler bizim güncel evrim kuramı anlayışımızı ya da "evrim kuramı"nı oluşturur Evrim kuramı, bilimdeki tüm kuramlar gibi henüz tamamlanmamıştır, çünkü evrimin tüm nedenlerini henüz bilmiyoruz, hatta bazı ayrıntıların sonradan yanlış olduğu anlaşılabilir. Fakat kuramın temel ilkeleri iyice desteklenmektedir ve biyologların çoğunluğu bunları güvenle kabul eder.

Özet

1. Evrim, biyolojik bilimlerin birleştirici kuramıdır. Amacı yaşamın tarihini ve canlıların çeşitliliğinin ve özelliklerinin nedenlerini keşfetmektir.
2. Darwin'in evrim kuramı, Türlerin Kökeni (*The Origin of Species*) adlı yapıtında 1859 yılında yayınlanmıştır. İki ana hipotezi içerir: İlki, tüm canlıların değişerek yaşamın ortak atasal biçimlerinden türediğini belirtir. İkincisi de değişimin baş etmeninin doğal seçilim olduğunu söyler.
3. Darwin'in hipotezi (tüm türlerin ortak atalardan değişerek türediği hipotezi) o kadar çok kanıtla desteklenmiştir ki biyolojideki herhangi bir gerçek kadar yerleşmiştir. Doğal seçilim teorisi (evrimin ana nedenidir) "evrimsel bileşim"in 1930'lu ve 1940'lı yıllarda ortaya çıkışına kadar yaygın biçimde desteklenmedi.
4. Evrim kuramı, evrimsel bileşim sırasında ve o dönemden bu yana gelişmekte olan bir ilkeler topluluğuna sahiptir. Bu ilkeler arasında şunlar vardır: (a) Fenotipik özelliklerdeki çeşitlilik, kalıtsal çeşitlilik, rastgele mutasyon ve bu mutasyonların yeniden bileşimi ile ortaya çıkar; (b) Bir toplumdaki alel ve genotip oranlarındaki değişimler, kuşaklar boyunca bazı genotiplerin diğer genotiplerin yerini almasının sonucudur (c) Genotiplerin oranlarındaki böylesi değişimler ya rastgele dalgalanmalarla (genetik sürüklenme) ya da genotipler arasındaki rastgele olmayan, düzenli yaşamda kalma ya da üreme başarılarının farklılığı nedeniyle meydana gelebilir (doğal seçilim); ve (d) Bir türün toplumları geçmişte genetik sürüklenme ve doğal seçilim etkilerinin farklı olması nedeniyle, ayrılabilir ve aralarında üreme yalıtımı olan türlere yol açabilir.
5. Evrimsel biyoloji, diğer biyolojik disiplinlere ve tıp, tarım, bilgisayar bilimi gibi toplumsal sorumluluk gerektiren alanlara ve kendimizi anlamamıza önemli katkılar yapar.
6. Batı düşüncesinde devrime neden olan Darwin kuramı doğal düzende durağanlıktan çok değişim olduğu düşüncelerini içerir; Darwin kuramının anlamları arasında görünüşte tasarımlaşmış olanlar da dahil biyolojik olguların tanrısal yaratılışla değil de daha çok salt maddesel nedenlerle açıklanabileceği; ve canlılar dünyasında amaç ya da ereğe ilişkin hiçbir kanıt olmadığı sayılabilir.
7. Diğer bilimler gibi, evrimsel biyoloji etik ve ahlak hakkındaki inançları yargılamak için kullanılamaz. Ne Tanrının varlığı gibi teolojik sorular kanıtlanabilir ne de yalanlanabilir. Birçok kişi, her ne kadar evrimi, İncil'deki bazı paragrafların kelimesi kelimesine yorumu ile uyuşmasa da, dinsel inançları ile bağdaşır görmektedir.

Terimler ve Kavramlar

birörneklilik (uniformitarianism)
büyük ölçekli evrim (makroevolusyon)
değişerek türeme
doğal seçilim
edinilen özelliklerin kalıtımı
evrim (biyolojik evrim, organik evrim)
evrimsel bileşim (modern bileşim; çağdaş sentez
hipotez
kuram (teori)
küçük ölçekli evrim (mikroevolusyon)
özcülük (essentialism)
toplum (population)
uyarlama, uyarlanma (adaptasyon)
yaratılışçı hareket

İleri Okuma Önerileri

Her bölümün sonunda bulunan kaynaklar, konunun kapsamlı bir şekilde ele alınmasını ve mesleki literatüre giriş oluşturacak ana çalışmaları içerir. Metin içinde verilen kaynaklar da bu önemli işleve hizmet eder.

Hiçbir kimse, Darwin'in *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* adlı kitabının en azından bir kısmını okumamazlık etmemeli, belki altıncı baskı (1872) okumak için en iyisidir. Victoria dönemi düzyazısına biraz alıştıktan sonra Darwin'in savlarındaki, sanat, ayrıntı, bütünlük ve anlayış sizi büyüleyecektir. Şaşırtıcı bir kitap.

Darwin'in en iyi biyografileri arasında Janet Browne'nin iki ciltlik çalışması, *Charles Darwin: Voyaging* ve *Charles Darwin: The power of place* (Knopf, New York, 1955 ve 2002 - sırasıyla) ve *Darwin*, A. Desmond ve J. Moore (Warner Books, New York, 1991) adlı kitap İngiltere'de 19. yüzyıldaki entellektüel, dinsel, felsefi iklimin Darwin'in bilimsel kuramların gelişimi üzerine oynadığı rolü vurgular. Ayrıca J. Bowler'in *Charles Darwin: The man and his influence* (Blackwell Scientific, Cambridge, UK, 1990) kitabına—bilimsel konuları vurguladığı için—bkz. J. Bowlby'ın *Charles Darwin: A biography* (W. W. Norton, New York, 1991) adlı kitabına, Darwin'in kişisel yaşamını vurguladığı için, bkz.

Evrimsel biyolojinin tarihçesi hakkında önemli eserler arasında şunlar sayılabilir: P.J. Bowler, *Evolution: The history of an idea* (University of California Press, Berkeley, 1989); *Evrimsel bileşimdeki* önemli kişiliklerinden birinin damgasını taşıyan (E. Mayr, *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Harward University Press, Cambridge, MA, 1982) adlı kitapta sistematik, evrimsel biyoloji ve genetiğin ayrıntılı ve kapsamlı bir tarihçesi ayrıntısı ile verilmektedir ve E. Mayr and W.B. Provine (eds), *The evolutionary Synthesis: Perspectives on the unification of biology* (Harward University Press, Cambridge, MA, 1980) adlı yapıt tarihçi ve biyologların makalelerini ve modern bileşimde önemli katkısı olan diğerlerini içerir.

Yaradılışçılığın yanıltmacalarını gösteren ve bilim ile evrimsel biyolojinin doğasını açıklayan son kitaplar arasında şunlar verilebilir: R. T. Pennock, *Tower of Babel: The evidence against the New Creationism* (M. I. T. Press, Cambridge, MA, 1999); B. J. Alters ve S. M. Alters, *Defending Evolution: A guide to the creation/evolution controversy* (Jones ve Bartlett, Sudbury, MA, 2001); ve M. Pigliucci, *Denying evolution: Creationism, Scientism, and the nature of science* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002).

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Biyolojik bilimleri evrim nasıl birleştirir? Başka hangi ilkeler bunu yapabilir?
2. Bir yaradılışçı ile karşısındaki evrimsel biyoloğun bazı insan özelliklerinin ve bunların farklılıklarının anlamını nasıl açıklayabileceklerini tartışın. Örnek özellikler: gözler; akıl (yirmilik) dişi; her bireyde parmak uçlarında bulunan benzersiz sürtünme kabarcıkları (parmak izleri), başka bir sayı yerine beş parmaklı olmak, hastalık bulaşması durumunda ateş, eşeysel yönelimdeki çeşitlik, kısıtlı ömür.
3. Ralph Waldo Emerson'un beyitini irdele ve değerlendir,

   İnsan olmak için çalışan bir kurtçuk
   Tırmanır tüm ince ot tepelerine

   Bu hangi pre-Darwinian kavramı ifade eder? Bir Darwinci bunun içinde hangi yanlışı bulur?
4. 2001 Şubatında iki araştırma grubununun fiilen tüm insan genomunu dizilediği ilan edildi. Eğer insanlar, tüm diğer yaşam formları ile bir ortak atadan evrimleşti ise, insan genomunda bunun hangi kanıtını bulmayı beklersiniz? Evrimin tarihi ve süreçleri, hangi yollarla genomik dizi verilerini açıklamaya ve bundan anlam çıkarmaya yardımcı olur?
5. Hastalık yapan bakterilerde antibiyotik direncinin evrimi nasıl yavaşlatılır ya da önlenir? Bu amacı gerçekleştirmek için neleri bilme gereksinimimiz var?
6. Evrim ve yaratılışın her ikisi de fen sınıflarında birbirinin seçeneği kuramlar olarak okutulmalı mıdır?
7. İyi bir kütüphanede bulunan kaynaklarla, "Darwin devrimi"nin aşağıdaki alanlardan birisini nasıl etkilediğini tartışın: felsefe, edebiyat, psikoloji, antropoloji.

Yaşam Ağacı: Sınıflandırma ve Filogeni

2

Yaklaşık 2000 milyon yıl önce, bağırsaklarımızdakilerden farklı olmayan bir bakteri, bakteriye benzeyen bir diğer canlının hücresi içinde yaşamaya başladı. Anlaşıldığına göre bu ortaklık, ortaklar arasındaki biyokimyasal yardımlaşma nedeniyle gelişti. Bu ortaklıkta "konuk" hücre mitokondriye evrimleşirken, "konak", bugünkü çekirdeği, kromozomları ve çekirdek bölünmesi ile ilgili iğ iplikçiklerini geliştirdi. Bu atasal ökaryot, çeşitli tek hücreli canlılara evrimleşti. Bu soylardan bazıları, daha sonra, mitoz bölünmeyle oluşan hücreler birlikte kaldığı ve hücre gruplarının doku ve organları oluşturabilmesi için gen anlatımını düzenleyen mekanizmalar evrimleştiği zaman çok hücreli oldular. Bu soy hatlarından biri yeşil bitkilerin, diğeri ise mantar ve hayvanların atası oldu.



Canlıları nasıl sınıflandırırız? Bacakları olmamasına karşın, bu hayvan yılan değil fakat kertenkeledir—doğu cam kertenkelesi, *Ophisaurus ventralis*. Çoğu bacaklı olan, yaklaşık 80 cam kertenkelesi (Anguidae ailesi) türünden biri. Vücudun yanındaki oyuk biçiminde çizgi bu ailenin özelliklerinden biridir. Yılanlar, çok farklı pul, kafatası ve diğer iç özellikler taşır. (Foto©John Cancalossi / AGE Fotostock).

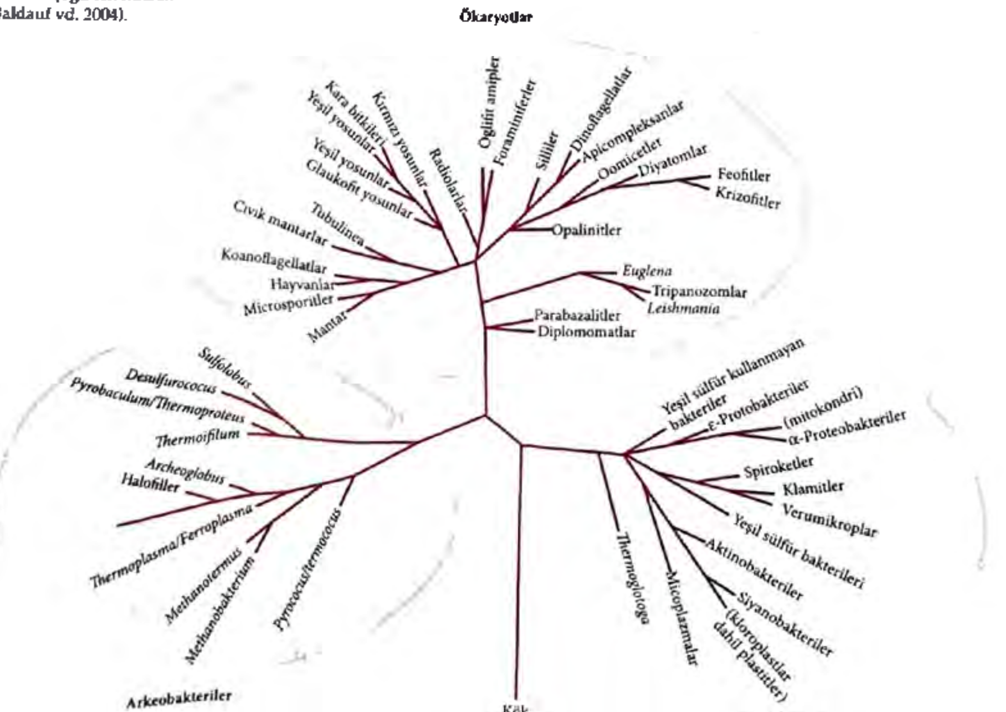
Yaklaşık 1000 milyon ile 600 milyon yıl arasında, tek bir hayvan türü, şaşılacak derecede farklı iki hayvan grubunun atası olan iki türe evrimleşti: bu iki türden biri deniz yıldızları, deniz kestaneleri ve diğer derisidikenlilere, diğeri ise omurgalıları da içeren kordalılara evrimleşti. Erken omurgalılardan

türeyen türlerin çoğu balıktı, bu balıklardan biri tetrapodaya (dört-bacaklı omurgalılar) yol verecekti. İlk karasal dört-bacaklı evrimleştikten yaklaşık 150 milyon yıl sonra ondan türeyen bazı türler memeli olmanın eşiğindeydi. Yaklaşık 125 milyon yıl daha sonra da memeliler ağaçlarda yaşamaya uyum sağlamış primatlar dahil olmak üzere çok çeşitli guruplara ayrılmıştı. Bazı primatlar küçüldü, bazılarında sarılıcı kuyruklar evrimleşti ve bir tanesi büyük kuyruksuz insansıların atası oldu. Yaklaşık 14 milyon yıl önce, böyle bir insansı bir yanda Asya orangutanına diğer yanda ise Afrika soyuna evrimleşti. Afrika soyu ilki goril olmak üzere iki türe dönüştü. Yaklaşık 6 ile 8 milyon yıl önce, ikinci tür, bu kez, iki soy hattına ayrıldı. Bu soy hatlarından biri günümüz şempanzelerini, diğeri ise vücudunun duruşunda, ayaklarında ve beyninde hızlı bir evrim geçirmiş olan oldukça yakın atamızı oluşturdu.

Bu, güncel olarak, mecazi anlamda, insan türünün geçmişte ulu Yaşam Ağacında bir sürgün olarak filizlendiği bazı önemli çatallanmalar hakkındaki en iyi anlayıştır (Bu geçmişi 5. ve 7. Bölümlerde daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz). Zaman geçtikçe bir türün dallanarak bazı özelliklerinde farklı evrim geçirerek iki tür oluşturması olasıdır. Bu türler de çatallanırak yeni dallar oluşturur ve bunların soyları da daha fazla değişebilir. Milyonlarca yıl süregelen bu sayısız çatallanma ve değişme süreciyle, bir ağacın tek kökünden ya da gövdesinden milyonlarca canlı türü evrimleşmiştir (Şekil 2.1).

Evrimsel biyologlar yaşam ağacını "yeniden oluşturmak", "yeniden kurmak" ya da canlılar arasındaki **filogenetik** ya da genolojik ilişkileri için yöntemler geliştirdiler (diğer bir deyişle, hangi türler yakın **ortak bir atayı**, onlar da uzak ortak

Şekil 2.1 Yaşam Ağacı Anadallar arasındaki ilişkilerin bu kestirimi, DNA dizilerine, özellikle de ribosomal RNA şifreleyen genlere dayanmaktadır. Yaşamın üç aleminden Archea ve Eucarya, en yakın ortak ataya sahip olarak görünüyor. Ağaçtaki taksonların çoğu tek hücrelidir (Baldauf vd. 2004).



ataları, onlar da daha uzak ortak ataları paylaşıyor). Bu yöntemlerin sonucu olarak ilişkilerin ortaya çıkan resmi sadece büyüleyici değil (hiç kendinizi bir deniz yıldızı ile, bir kelebek ile, bir mantarla akraba olarak düşündünüz mü?) aynı zamanda belirli özelliklerin hangi yolları izleyerek evrimleştiği gibi, evrimsel geçmişin bir çok yanını anlamak için önemli bir temeldir.

Evrimsel geçmişi doğrudan gözleyemeyiz, öyleyse onu, Sherlock Holmes'in bir suçun tarihini yeniden kurmasında olduğu gibi, tümdengelim mantığını kullanarak çıkarmalıyız. İnsanın kökeninin kısa bir taslağını yaptığımızda, bazı olayların zamanlaması gibi bir kaç nokta taşıl kayıtlarından öğrenilmiştir. Bununla birlikte, bu tarihin çoğu taşılların çalışılmasından değil, yaşamakta olan canlılar üzerinden belirlenmiştir. Bu bölümde filogenetik ilişkileri ortaya çıkarmakta kullanılan bazı yöntemler ile tanışacağız ve bu ilişkilerin anlaşılmasının canlıların sınıflandırılmasına nasıl yansıdığı göreceğiz. Bir sonraki bölümde ise bu yaklaşımların aydınlanmasına yardımcı olan bazı yaygın evrimsel örnekleri inceleyeceğiz.

Sınıflandırma

Filogenetik çözümleme—türler arasındaki ilişkilerin araştırılması—taksonomi olarak bilinen canlıların sınıflandırılmaları ve adlandırılmaları işi ile tarihsel olarak yakından ilişkili olmuştur. Her ikisi de SİSTEMATİK alanının görevleri içindedir.

1. Bölümde gördüğümüz gibi, 1700'lerin başlarında, Avrupa doğa bilimcileri tanrının türleri bir düzen içinde sıralanmış bir biçimde yaratmış olduğu inancındaydılar. Bu nedenle, gerçek doğal sınıflandırmayı keşfederek ve yaratıcının yarattıklarının bir kataloğunu yaparak yaratılışın planını ortaya çıkarmak bir ibadet olarak görülüyordu. O zaman benimsenen ve günümüzde hala kullanılan sınıflandırma düzeni, İsveç'li botanikçi Carolus Linneus (1707–1778) tarafından geliştirildi. Linneus, cins isminden ve özel bir sıfattan (*Homo sapiens* gibi) oluşan iki adlı bir sistemi İKİLİ ADLANDIRMA'yı (BINOMIAL NOMENCLATURE) önerdi. Türleri, kümelerin daha büyük kümelerin içinde olduğu (cinslerin familyaların içinde olduğu gibi) DERECELİ SINIFLANDIRMA (HIERARCHICAL CLASSIFICATION) yoluyla gruplandırmanın bir yöntemini ileri sürdü (Kutu A). Alem, filum, sınıf, takım, cins ve tür gibi sınıflandırma düzeylerine **taksonomik kategoriler** denir, bir kategori basamağına atanan özel bir canlı grubu ise bir takson olarak nitelendirilir. Böylece Rhesus maymunu Primatlar takımı içindeki Cercopithecidae familyasının, Macaca cinsine konulur; Macaca, Cercopithecidae ve Primat taksonomik kategorileri, cins familya ve takıma örnek oluşturan taksonlardır. Yaygın ve evrensel olanlara ek olarak bazen üstaile ve alttür gibi çeşitli ara taksonomik kategoriler de kullanılmaktadır. Türleri daha **yüksek taksonlara** (tür üstü düzeylere) yerleştirirken Linneus, tanrının yaratıcı tasarımınındaki yakınlığı (akrabalığı) yansıttığını düşündüğü özellikleri kullandı. Örneğin, Primat takımını "dört paralel üst ön diş (kesici dişler); göğüs üzerindeki iki meme başı" özellikleri ile tanımladı. Fakat evrimsel bir çatı olmadan, doğabilimcilerin, memelileri örneğin renkleri ya da büyüklükleri yerine, dişlerine bakarak sınıflandırmaları için hiçbir nesnel dayanakları yoktu.

Sınıflandırma, *Türlerin Kökeni* 1859 yılında yayımlandıktan sonra tümüyle ayrı bir anlam kazandı. Bölüm 1'de gördüğümüz gibi Darwin farklı adaların benzer, bununla birlikte birbirinden ayrılabilen alaycıkuşlar barındırdığını gözlemişti. Farklı alaycıkuş formlarının, oluşma sürecinde küçük farklılıklar kazanarak tek bir atadan türediğinden kuşkulandı. Fakat bu düşünce mantıksal olarak genişletilince, atanın kendisinin de uzak geçmişteki bir atadan değişerek ortaya çıktığını akla getirdi. Bu uzak geçmişteki ata diğer alaycıkuş türlerinin, örneğin çeşitli güney Amerika alaycıkuşlarının da atası olabilirdi. Bu mantıkla gidersek, kimi uzak ata da tüm kuş türlerinin, daha uzak bir ata ise tüm omurgalıların atası olabilirdi.

Darwin, ara sıra atasal bir türün, başlangıçta birbirine çok benzeyen, zamanla birbirinden farklılaşarak uzaklaşan iki kardeş türe bölünebileceğini önerdi. Bu türlerden herbiri, sırasıyla, bölünüp, birbirinden uzaklaşmış iki kardeş tür oluşturabi-

KUTU 2A Taksonomik Uygulama ve Adlandırma

Bilim insanları arasında iletişim için canlıların standartlaştırılmış adları gereklidir. İsimlerin tek biçimliliğini sağlamak için, taksonomi işlem kuralları geliştirmiştir.

Çoğu tür, o özel canlı grubu üzerinde uzman olan taksonomistlerce adlandırılmıştır. Yeni bir tür, daha önce hiç görülmemiş bir tür olabilir (örneğin, derin bir denizden çıkarılmış) bir canlı), fakat pek çok adlandırılmamış tür de müze koleksiyonlarında tanımlanmayı beklemektedir. Dahası, tek bir türün, daha yakın bir çalışma sonunda, iki ya da daha fazla benzer tür olduğu ortaya çıkmıştır. Bir grubun REVİZYONUNU (kapsamlı bir yeniden gözden geçirme, analiz) üstlenen bir taksonomist çoğu zaman yeni türlere isim verir. Bir tür adı, eğer bir dergide ya da herkesin ulaşabileceği özel yayında yayımlanmışsa yasal bir geçerliliği vardır.

Bir tür adı, türün ait olduğu cins ve türe özgü bir isimden (epitet) oluşur; her ikisi de Latince ya da Latinleştirmiş sözcüklerdir. Bu sözcükler her zaman italik olarak (ya da altları çizili olarak yazılır ve cins adı her zaman büyük harfle başlar. Entomolojide ve belirli diğer alanlarda, geleneksel olarak tür adı YAZARIN (türe adını koyan kişi) adını da içerir; örneğin, mısır kök kurdu böceği, *Diabrotica virgifera* LeConte.

Tür adlarının oluşturulmasında çeşitli kurallar vardır. (örneğin, cins ve türe özgü ismin cinsleri uyumlu olmalıdır: (Göçmen sıçan için *Rattus norvegica* değil, *Rattus norvegicus*). Adın bir anlamı olması istenilir [örneğin, altın kanatlı ötleğen için *Vermivora* ("kurt yiyen") *chrysoptera* ("altın-kanatlı"); *Rana warschewitschii*, "Warschewitsch'in kurbağası"], fakat gerekmeyebilir de. Taksonomistler çoğu zaman, bir türe adını vererek diğer bir kişiyi onurlandırırlar.

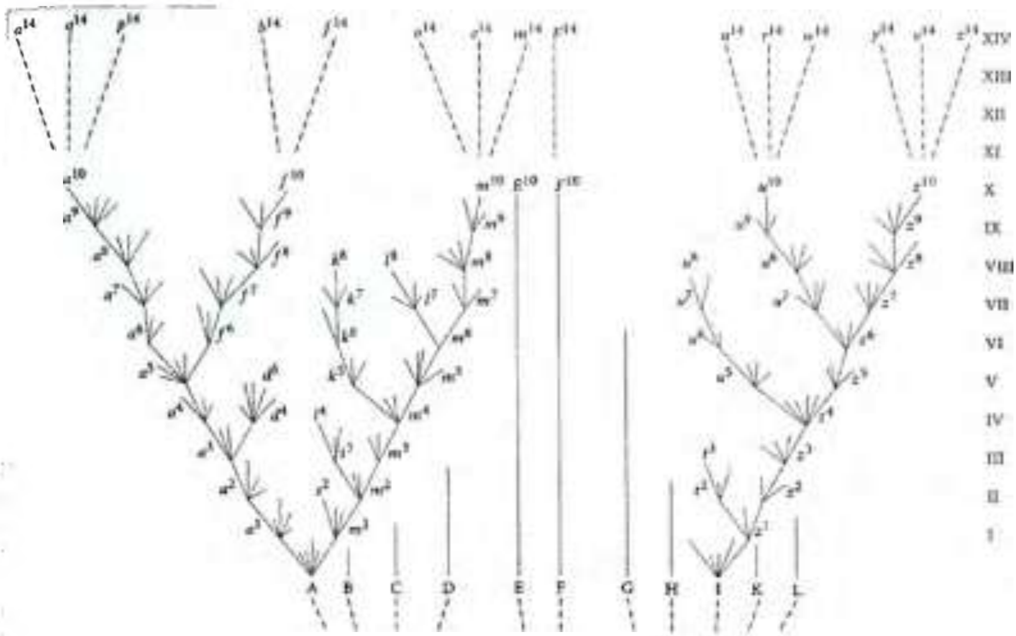
- Adlandırmanın ilk kuralı, iki hayvan türü ve aynı şekilde farklı bitki türleri hiçbir zaman aynı ismi taşıyamaz (Bununla birlikte aynı isim bir hayvan cinsine ve bitki cinsine verilmesine izin verilebilir; örneğin, *Alsophila*, hem bir eğrelti otu cinsinin hem de bir güve cinsinin adıdır. İkincisi ise ÖNCELİK kuralıdır: bir takson için geçerli ad, ona konulmuş olan en eski addır. Bunun için, bazen iki araştırmacının aynı türü farklı isimler altında tanımlaşmış olmaları olasıdır; bu durumda geçerli olan ad eski olanıdır, yeni isim ise bir yeni SİNONİMDİR. Bunun tersine, bazen de iki ya da daha çok tür tek isim altında gizlenebilirler; bu durumda ise, yazarın türü tanımlaması sırasında verdiği isim geçerlidir. Bu şekilde ortaya çıkabilecek belirsizliği önlemek için, yazarın tek bir örneği (TİP ÖRNEĞİ ya da HOLOTİP) "isim taşıyıcı" olarak belirtmesi standart uygulama haline gelmiştir. Öyleki, daha sonra araştırıcılar benzer birkaç türden hangisinin doğru olarak bu ismi taşıdığını belirleyebilsinler. Genellikle, türdeki çeşitliliğin hangi sınırlar arasında olduğunu gösteren diğer örneklerle (PARATİP) birlikte bulunan holotip, herbaryuma konulur ve titiz bir biçimde saklanır.

Bir cinsi yeniden gözden geçirirken taksonomist genellikle sınıflandırmada değişiklikler yapar. Böyle değişikliklerin bazı örnekleri:

- Önceki yazarlar tarafından farklı cinslere konulmuş olan türler, yakın ilişkileri gösterildiği için aynı cins altında toplanabilir. Bu türler türe özgü adlarını korurlar ancak farklı bir cinse konuldularsa, yazar ismi parantez içinde yazılır.
- Cinsin diğer üyelerine yakın olmadığı belirlenen bir tür içinde bulunduğu cinsten alınarak farklı bir cinse konulur.
- Başlangıçta iki farklı tür olarak tanımlanmış olan formların aynı türe ait olduğu gösterilebilir ve farklı tür isimleri birbirinin sinonimi olarak aynı türe verilir.
- Yeni bir tür tanımlanabilir

Daha yüksek taksonları isimlendirmede uyulması gereken kurallar, tür ve cinsler için olanlar kadar katı değillerdir. Zoolojide (ve artarak botanikte) altaileler, aileler ve bazan da takımlar, tip cinsin (tanımlanan ilk cins) kökünden oluşturulur. Bitkilerde çoğu aile isimleri *–acae* ile sonlanır. Zoolojide altaile isimleri *–inae* ile, aile isimleri ise *–idae* ile biter. Böylece *Mus* (Latince *mus, muris*'den, "mouse") ev faresi cinsi, Muridae ailesinin ve Murinae altailesinin tip cinsidir; Rosa (Rose) ise, Rosacae ailesinin tip cinsidir. Aileüstü kategoriler için sonlanma biçimleri, hepsi için olmamakla birlikte bazı gruplar için standartlaştırılmıştır (örneğin, kuş takımları için –formes son eki, ev serçesi Passer'in de dahil olduğu tüneyen kuşlarda olduğu gibi Passeriformes) cins düzeyinin üstündeki taksonlar, italikle yazılmaz, fakat her zaman büyük harfle başlar. Sıfat ya da bu adlardan oluşturulan konuşma diline özgü adlar büyük harfle başlamazlar: bu şekilde başında büyük harf olmadan muridlerden ya da murid kemirgenlerden söz edebiliriz.

lirdi ve bu süreç, yaşamın çok uzun tarihi boyunca defalarca yinelebilirdi. Böylece, Darwin "birbirine yakın tür" kavramına anlam vermişti: birbirine uzaktan akraba olan türler uzak bir geçmişte kalmış ortak bir atadan türerken, birbiriyle çok yakın olan türler oldukça yeni ortak bir atadan türemişlerdi. Tüm omurgalıların omugaya sahip olması gibi türlerin ortak olarak sahip olduğu özellikler, türlerin her birine tanrı tarafından, birbirinden bağımsız olarak bağışlanmamıştı, fakat bu özellikler, ilk kez evrimleştikleri ortak bir atasal türden kalıtlanmıştı. Soluk kesen bir cesaretle Darwin, şaşırtıcı çeşitlilikleriyle tüm canlı türlerinin, çağlar boyunca bu tür olayların sonsuz tekrarı sonucunda belki de tek bir ortak atadan, tüm yaşamın evrensel atasından türediklerini ileri sürmeyi göze aldı.



Şekil 2.2 Soy hatlarının ortak atadan nasıl ayrıldığını ve yok olmuş olan ve bugün varlığını sürdüren türleri nasıl oluşturduğunu betimleyen hipotetik filogenetik ilişkilerin Darwin tarafından gösterilmesi. Roma rakkamları arasındaki zaman aralıkları 1000 kuşağa eşittir. Darwin, X'dan XIV. kuşağa kadar dallanmaların ayrıntılarını atlamıştır. Varlığını sürdüren türler (XIV. zamanda), A, F, ve I atalarına kadar izlenebilir; tüm diğer özgün soy hatları yok olmuştur. Yatay eksen boyunca uzaklık ayrılma düzeyini (örneğin, vücut şeklinde) gösterir. Darwin, evrim hızının büyük ölçüde değiştiğinin bilincindedir ve bunu şekilde farklı açılarla göstermiştir; örneğin, F'den gelen soy hattı hiç değişmeden günümüze gelebilmiştir.

Darwin'in sözleriyle, bugün var olan ve yok olmuş olan tüm türler büyük yaşam ağacını ya da filogenetik ağacı oluştururlar. Bu ağaçta yakın komşu sürgünler, ortak atalarından, yalnız yakın geçmişte türemiş türleri temsil ederler. Farklı dallar üzerinde bulunan sürgünler ise daha uzak ortak atalardan türemiş türleri temsil ederler. Bu benzetmeyi, en şiirsel diliyle şöyle anlatmıştır:

> Aynı sınıftaki tüm varlıkların ilişkileri bazen büyük bir ağaca benzetilebilir. Bu benzetmenin büyük ölçüde gerçeği yansıttığına inanıyorum. Yeşil ve tomucuklanan sürgünler günümüzde var olan türleri temsil edebilir ve önceki yıllarda. oluşanlar ise birbirini izleyen uzun yok olmuş türler listesini sergileyebilir. Her büyüme döneminde, tıpkı yaşam için büyük savaşta, tür ya da tür gruplarının diğer türlere üstünlük sağladığı gibi gelişen her sürgün her yöne dallanmaya ve çevresindeki diğer sürgünleri ve dalları geçmeye ve onları öldürmeye çalışır. Ana gövdeden çıkan dallar büyük dallara ayrılır, ve bu dallar daha küçük dalları oluşturur. Bunların kendileri, bir zamanlar, ağaç gençken tomurcuklanan sürgünlerdir; ve önceki ve şimdiki dalların arasındaki bu bağlantı, dalların çatallanmasıyla grupların altında ikincil grupların oluşturduğu yaşayan ve yok olmuş tüm türlerin sınıflandırılmasını yansıtabilir. Ağaç sadece bir çalıdan ibaretken gelişen bir çok sürgünden, yalnız iki ya da üçü şimdi, yaşayan ve küçük dalları taşıyan ana dallar haline gelmiştir; bu nedenle geçmişteki uzun jeolojik devirlerde yaşamış olan pek çok türden pek azı bugün yaşayan ve değişikliğe uğramış soylar bırakmıştır. Ağacın ilk büyüme evrelerinden bir çok ana dal ve yan dallar çürümüş ve düşmüştür; ve bu düşmüş olan çeşitli büyüklükteki dallar, bugün yaşayan hiçbir örneği olmayan ve yalnız taşıl olarak bildiğimiz bütün takımları, familyaları, cinsleri temsil eder. Orda burda, şans eseri olarak korunmuş ve bir ağacın üzerinde hala yaşayan ve ağacın alt çatalından çıkan yolundan sapmış ince bir dal gördüğümüz gibi, ara sıra korunmuş bir bölgede yaşadığı için ölümcül çekişmeden kurtulmuş olduğu anlaşılan ve yaşam ağacının iki büyük dalı ile yakınlıkları nedeniyle az bir düzeyde bağlantılı bulunan Ornitorhyncus ya da Lepidosiren* gibi bir hayvan görürüz. Sürgünler geliştikçe nasıl yeni sürgünler veriyorsa, bunlar, eğer güçlüyse her yönden dallanıp daha zayıf bir dala üstün-

* Ördek gagalı platipus, *Ornythorhyncus*, ilkel bir yumurtlayan memelidir. Lepidosiren, tetrapod (dört bacaklı) omurgalıların atalarına çok yakın bir grup olan ve atasal taşılları yoluyla bilinen akciğerli balıklarının yaşayan bir cinsidir.

lük sağlar, üreme yolu ile yeryüzünü kırık ve ölü dallarıyla dolduran ve yüzeyi sürekli dallalanarak harika filizlerle örten büyük yaşam ağacının böyle olduğuna inanıyorum.

Darwin'in ortak atadan gelme hipotezine göre, hiyerarşik bir sınıflandırma, değişik düzeylerde yakın ya da uzak, doğru soy ilişkilerine sahip canlıları ortaya çıkaran gerçek bir tarihsel süreci yansıtır. Aynı ailedeki farklı cinsler, aynı cins içindeki türlerin paylaştığından daha az sayıda özellik paylaşır. Çünkü cinsler birbirlerinden daha uzak ortak bir atadan bu yana daha çok uzaklaşmışlardır; bir takım içindeki farklı familyalar daha da uzak bir ortak atadan kök alır ve daha az sayıda ortak özelliği korurlar. Bu durumda sınıflandırma, bir dereceye kadar *evrimin gerçek tarihini* gösterebilir.

Filogenetik Geçmişi Çıkarsamak

Benzerlik ve ortak atadan gelme

Eğer Darwin'in, türlerin giderek birbirlerinden daha çok ayrıldığı varsayımı doğruysa, benzerlik ve farklılıkların düzeyini ölçerek farklı taksonları ortaya çıkaran çatallanmanın tarihini anlayabilmeliyiz. İlk olarak evrimsel geçmişi anlamamıza yarayan bu yöntemin nasıl çalıştığını basit bir örnekte inceleyeceğiz ve sonra bunun bazı önemli sonuçlarını ele alacağız.

Bir canlının karakterlerini ya da canlılar arasında değişebilen **özellik**lerini düşünelim. Örneğin, Darwin'in Galapagos adalarında karşılaştığı kaplumbağa çeşitleri, vücut iriliği, boyun uzunluğu ve kabuk şekli gibi özelliklerde farklılık gösterir. (Şekil 2.3). Çeşitli canlıların filogenetik analizlerinde yararlı olduğu gözlenen fenotipik özellikler, sadece iç ve dış morfolojik özellikleri içermekle kalmaz, aynı zamanda davranış, hücre yapısı, biyokimya ve kromozom yapılarındaki farklılıklarıda kapsar. Günümüzde moleküler biyolojinin bilgi ve yöntemleriyle donanmış olarak biyologlar sık sık, belirli bölgelerdeki nükleotid bazının (A, T, C, G) özdeşliğininin bir özellik olarak düşünüldüğü DNA dizilerini kullanırlar. Her özellik, farklı özellik durumlarına sahip olabilir: nükleotit A ya da C, kısa ya da uzun boyun, yuvarlak ya da eğer biçiminde kabuk gibi.

İlk adım olarak, ilgili 10 değişken özellikle (a–j) dört türden (1–4) oluşan bir gruba bakalım. Görevimiz hangi türlerin yakın ve hangi türlerin uzak geçmişteki atalardan türediğini belirlemektir. Diğer bir deyişle, onları, her çatalın başlangıç noktasının iki soy hattının ortak atasını temsil ettiği, Şekil 2.4A'da olduğu gibi filogenetik bir ağaç biçiminde düzenlemek istiyoruz. Basit olarak, varsayalım ki her özellik, 0 ve 1 olarak etiketlendirilen iki duruma sahiptir ve 0 grubun ortak atasında (OA1) bulunan atasal durumu göstermektedir. Durum 1, türemiş durumdur—diğer bir deyişle, atasal durumdan evrimleşen bir durumdur (Örneğin, bir ya daha çok taksonun evrimleşmesi sırasında, türemiş durum C, atasal durum A'nın, ya da türemiş durum sarı göz, atasal durum kırmızı gözün yerini alabilir). Yunanca'dan türetilen pleziyomorfik ve apomorfik gibi sıfatlar, çoğu zaman sırasıyla "atasal" ve "türemiş" için kullanılır. Türler arasında filogenetik ilişkileri anlamak için özellik durumlarına ilişkin böyle veriler kullanırız.

Şekil 2.4, dört türün ortak ata 1'den geldiği hipotetik bir soy ilişkisini göstermektedir. Her evrimsel değişim, özellik durumu a_0 dan özellik durumu a_1'e evrim gibi, gerçekleştiği dal boyunca bir çentik ile belirtilmiştir. Ortak bir atadan oluşmuş olan türler kümesini monofiletik bir grup olarak adlandırıyoruz. Buna göre Şekil 2.4A üç monofiletik grup göstermek-

Şekil 2.3 Galapagos Adaları'ndaki farklı adalardan dev kaplumbağalar, kabuk şekli ve boyun uzunluğu bakımından farklı olmakla birlikte aynı türün (*Geochelone elephantophus*) üyesidirler. (A) Española (eski Hood) adasından (*G. e. hoodensis*) semer sırtlı kaplumbağa. (B) Isabella adasından kubbe-kabuklu (*G. e. vanderburghi*) kaplumbağa. Fotoğraflar©Francois Gohier/Photo Researchers, Inc)

(A)



(B)



tedir: tür grubu 2 + 3, tür grubu 1 + 2 + 3 ve tür grubu 1 + 2 + 3 + 4. varsayalım ki Şekil 2.4A gerçekten dört türün doğru filogenisini temsil ediyor: verilerden bu soy ilişkisini anlayabilir ya da öngörebilir miyiz?

Bir atadan gelen türlerin benzerliğini, özellik durumlarının sayısı olarak hesaplayabiliriz Örneğin, 1. ve 2. türlerin her ikisi de Şekil 2.4A'nın paylaşılan özellik durumları matrisinde gösterildiği gibi a_0, b_0, c_1 ve j_0 özellik durumlarına sahiptir. Bu örnekte, en benzer türler, 2. ve 3. türlerdir ve en yakın geçmişteki ortak atadan (OA3) evrimleşmişlerdir. Tür 1, tür 4'e benzediğinden daha çok ortak atayı paylaştığı (OA2) 2. ve 3. türlere benzemektedir. Tür 4 ise diğer türler (1-3) ile en uzak ortak atayı (OA1) paylaşmaktadır. Bu örnekte, benzerlik düzeyi, ortak atanın yakınlığının güvenilir bir ölçütüdür ve monofiletik grupları, diğer bir deyişle bu türlerin filogenisini çıkarabilmemizi sağlar.

Bu hipotetik durumda, hangi özellik durumlarının atasal, hangilerinin ise türemiş olduğunu bildiğimizi varsayıyoruz. Benzerliği ölçtüğümüz zaman, hem iki türün oluşması sırasında evrimleşmemiş olan paylaşılan özellikleri (örneğin atasal özellik a_0, 1. ve 2. türler tarafından paylaşılmaktadır), hem de evrimleşmiş olan paylaşılan özellikleri (bu durumda c_1) saydık. Eğer sadece paylaşılan türemiş özellikleri sayarsak—evrimleşmiş olanlar—2. ve 3. türlerin en benzer olduğu ve tür 1'in bunlara tür 4'ten daha yakın olduğu başka bir matris elde ederiz. Paylaşılan türemiş özelliklere, bazen **sinapomorfiler** de denir.

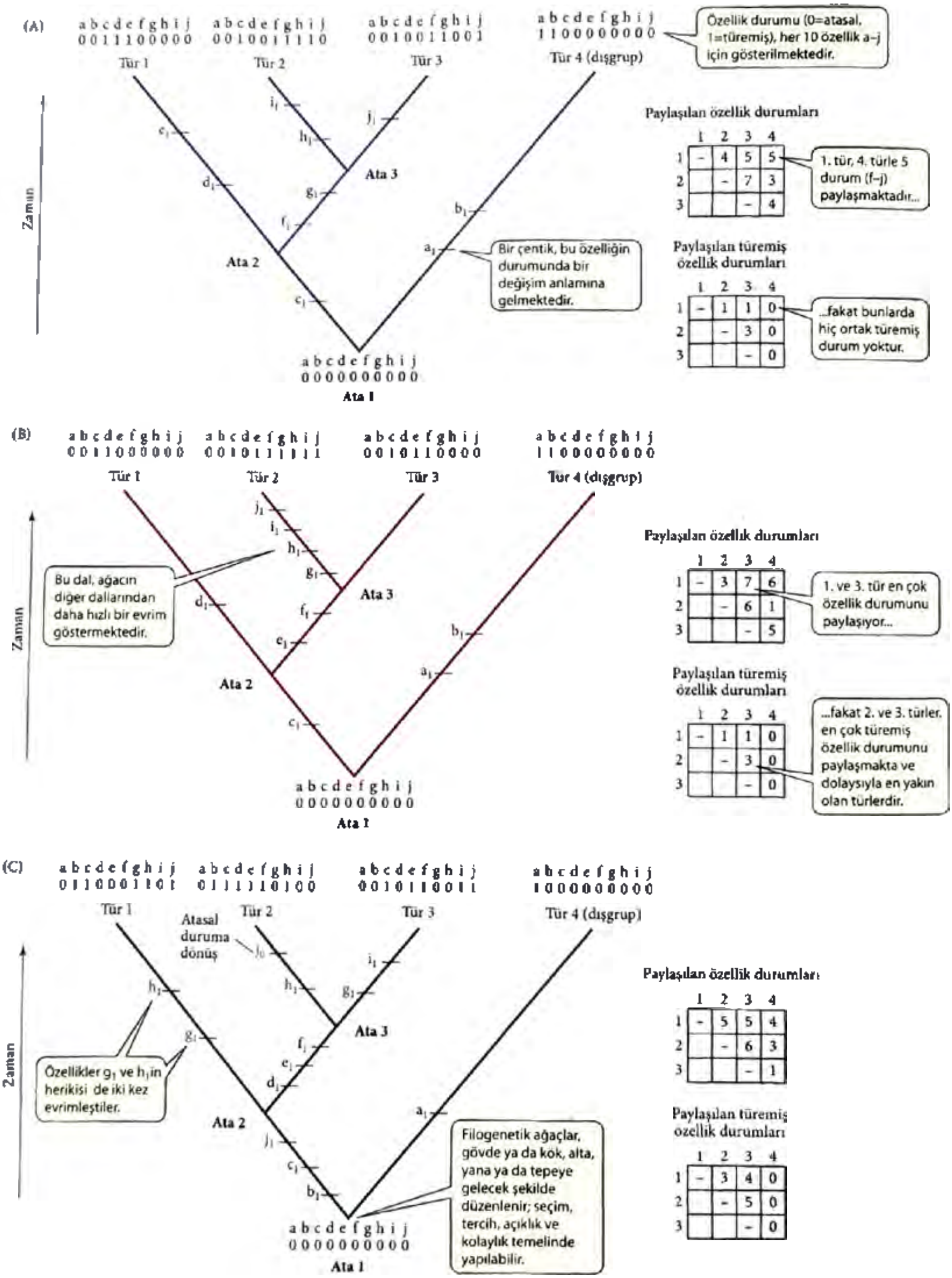
Filogeniyi bulmada güçlükler

Şekil 2.4A'da, özellik durumu değişimleri, grubun atasından (ata 1) gelen her türde yaklaşık olarak eşittir. Diğer bir deyişle, evrimin hızı soy hatlarında aşağı yukarı eşittir. Bununla birlikte, bu böyle olmak zorunda değildir. Şekil 2.4B'de ata 3 ve tür 2 arasında evrimin hızının filogeninin diğer dallarında olduğundan daha hızlı olduğunu varsayıyoruz. Belki de bu fark, tür 2'nin DNA diziliminde diğerlerininkinden daha fazla baz çiftinin yer değiştirmesi anlamına gelmektedir.* Paylaşılan özellik durumları matrisi, şimdi tür 1 ve tür 3'ün en çok benzerlik taşıdığını gösteriyor. Bu nedenle, olmamalarına karşın, bu türlerin en yakın ilişkide olan türler olduğu yanılgısına düşebiliriz (ilişki düzeyinin, benzerlik değil görece yakın atadan gelme anlamına geldiğini hatırlayın). Bu durumda, benzerlik, ilişkinin yeterli bir göstergesi değildir. Fakat paylaşılan *türemiş* özelliklerin sayısı en yakın akrabaların tür 2 ve tür 3 olduğunu gösteriyor; filogeniyi doğru bir biçimde yansıtıyor. Bu fark neden kaynaklanıyor?

Tür 1 ve 3 yalnız bir türemiş özellik durumunu değil (c_1), fakat aynı zamanda altı atasal özellik durumunu (a_0, b_0, g_0, h_0, i_0, j_0) paylaşmaktadır. Tür 2, tür 3'ü paylaşmadığı dört evrimsel değişim (g_1, h_1, i_1, j_1) geçirdiği için, daha yakın akraba olmasına karşın, tür 3'e, tür 1'den daha az benzemektedir. Taksonlar, atasal ya da türemiş özellik durumlarını paylaştıkları için benzeyebilirler, fakat yalnız taksonlar arasında paylaşılan türemiş özellik durumları (sinapomorfiler) monofiletik grupları gösterir ve filogeniyi anlamamızı olanaklı kılar. Aynı nedenle, bazen **otapomorfi** denilen yalnız bir soy hattına özgü türemiş özellik durumları (tür 3'teki özellik durumu j_1 gibi), bu soy hattının diğer soyhatlarıyla ilişkisi hakkında kanıt sağlamaz.

Önceki örneklerde her özellik tüm filogeni içinde yalnız bir kez değişti. Bu nedenle bir özellik durumunu paylaşan tüm taksonlara, bu ortak atadan değişmeden kalıtılmıştır. Böyle bir özellik durumunun, bunu paylaşan tüm taksonlarda homolog olduğu söylenir (dikkat edin hem homolog özellik durumlarından, hem de homolog özelliklerden söz edebiliriz.) Yine, bunun böyle olması gerekmez. Eğer bir özellik durumu iki ya da daha fazla kere birbirinden bağımsız bir biçimde evrimleştiyse, onun homoplasi gösterdiği söylenir. Bu durumda, özellik durumunun tek bir kökeni yoktur. Böyle bir özelliği paylaşan taksonların hepsi, bu özelliği ortak atalarından kalıt almamıştır. Şekil 2.4C üç homoplazik özelliği gösterir. Tür 1 ve

* Bir baz çiftinin diğerinin yerini alması, tüm toplum ya da türde bir nükleotit baz çiftinin (örneğin, A–T) bir diğeri (örneğin, G–C) ile yer değiştirmesidir. Bölüm 8'de ayrıntılı olarak açıklandığı gibi böyle biz baz çiftinin diğerinin yerini alması bazen, fakat her zaman değil, genetik şifre tarafından belirlenen amino asitin değişmesine neden olabilir.



(A) Paylaşılan özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	4	5	5
2		-	7	3
3			-	4

(A) Paylaşılan türemiş özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	1	1	0
2		-	3	0
3			-	0

(B) Paylaşılan özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	3	7	6
2		-	6	1
3			-	5

(B) Paylaşılan türemiş özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	1	1	0
2		-	3	0
3			-	0

(C) Paylaşılan özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	5	5	4
2		-	6	3
3			-	1

(C) Paylaşılan türemiş özellik durumları

	1	2	3	4
1	-	3	4	0
2		-	5	0
3			-	0

◀ **Şekil 2.4** Üç veri takımına uygulanan bir phylogenetic analiz örneği. Her ağaçta, türler (1–4), ağacın tepesinde ve ortak ataları ağacın dibinde gösterilmektedir. On özellikten (a–j) her biri için özellik durumu (0–1), ortak ata 1 ve yaşamakta olan türler için belirtilmektedir. Dallar boyunca konulan çentikler, özellik durumlarındaki evrimsel değişimleri gösteriyor. Her ağacın sağında yer alan matrislerden üstteki, her tür çifti arasında paylaşılan özellik durumlarının toplam sayısını ve altaki ise paylaşılan türemiş özellik durumlarının sayısını göstermektedir. (A) Homoplasi göstermeyen ve sabit hızla evrimleşmekte olan bir ağaç. (B) evrim bir dalda diğerlerine oranla daha hızlıdır (ortak ata 3'den tür 2'ye). (C) Üç özellik homoplasi gösteriyor: özellik durumları g_1 ve h_1'in her ikisi de birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşmişlerdir ve özellik j, j_1'dan j_0'a evrimsel bir geri dönüş yaşamıştır. Tüm bu durumlarda, 4. türün bir dışgrup olduğunu varsayıyoruz, diğer bir deyişle 4. tür, diğer türlere, onların birbirlerine olduğundan daha uzak bir ilişki gösterir.

3'te durum g_1, g_0'dan, tür 1 ve 2'de ise h_1 bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bu iki homoplasi, türemiş bir özellik durumunun iki ya daha fazla taksonda bağımsız olarak köken aldığı benzeştirici (convergent) evrimin örnekleridir. Tersine ata 2'nin evrimi sırasında özellik j, j_0'dan j_1'e evrimleşmiş ve daha sonra j_0'a evrimsel bir geri dönüş yapmıştır.

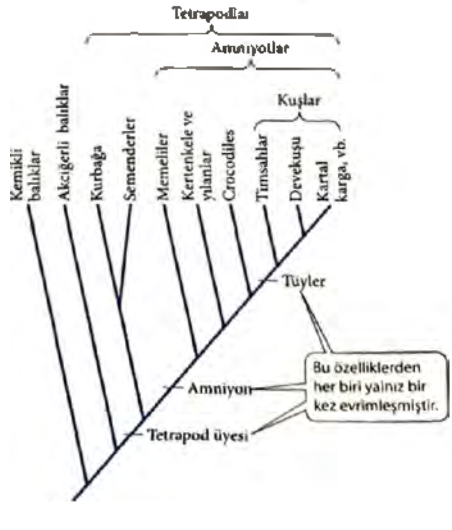
Homoplasi gösteren özellikler—benzeştirici evrim ya da evrimsel geri dönüş geçirenler—filogeni hakkında yanıltıcı kanıt verirler. Şekil 2.4C'de g ve j özelliklerinin her ikisi de, tür 1 ve 3'ün en yakın akraba olduğu konusunda bizi yanlış yönlendirir ve özellik h, tür 1 ve 2'nin yanlışlıkla monofiletik bir grup olduğunu gösterir. Bu nedenle, paylaşılan türemiş özellik durumları, yalnız *tek bir kez* türemiş iseler monofiletik gruplar için geçerli kanıt sayılırlar.

Bir çok sistematikçi, filogenetik ilişkileri çıkarsamanın çağdaş uygulamalarının Alman entomologu Willi Hennig'e uzandığı düşüncesindedir. Hennig, taksonların, (1) türemiş, (2) atasal, (3) homoplasi özellik durumlarını paylaşmaları nedeniyle benzer olduklarına ve yalnız tek bir kez türemiş özellikler nedeniyle benzemenin, filogenetik bir ağacı oluşturan içiçe geçmiş monofiletik gruplar için kanıt sağladığına işaret etmiştir. Böylece, örneğin, tetrapod, amniyon ve teleğin her biri yalnız bir kez evrimleşti. Tüm tetrapodların (yüzgeçlerden çok, dört üyesi olan omurgalılar) tek bir monofiletik grup oluşturdukları sonucuna varıyoruz (Şekil 2.5). Tetrapodlar içinde amniyotlar tek bir monofiletik grup oluştururlar Amniyotlar* arasında tüm telek-taşıyan hayvanlar (kuşlar), yine tek bir monofiletik grup oluştururlar. Bununla birlikte, bu teleksiz tüm omurgalıların tek bir dal oluşturduğu anlamına gelmez ve gerçekten de oluşturmazlar. Telek yokluğu, teleksiz hayvanların birbirlerine kuşlardan daha yakın akraba olduğu konusunda kanıt sağlamayan atasal bir özellik durumudur. (Balıklar, kertenkeleler ve kurbağaların tümü teleksizdir ve sonuçta tüm omugalılar da.)

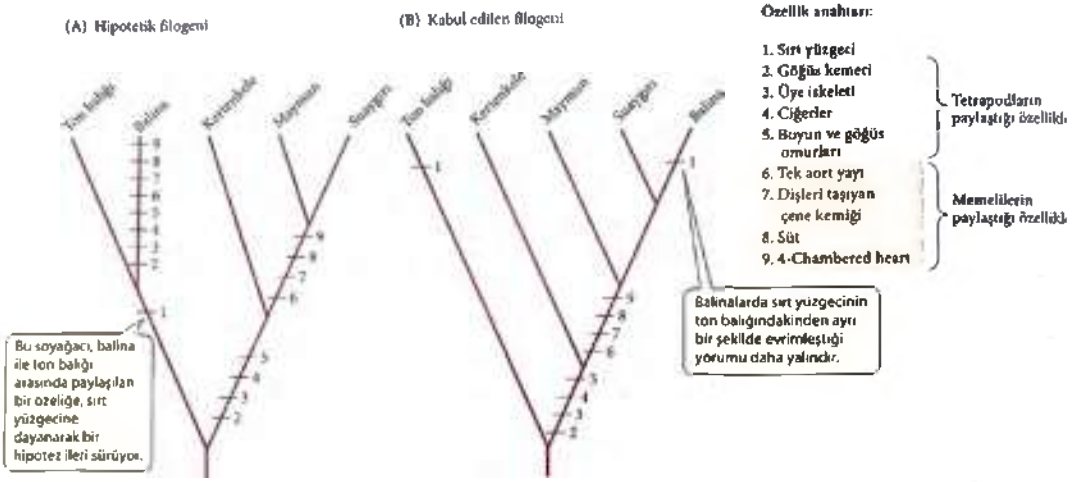
Şekil 2.5 Üyeleri bir kere evrimleşmiş olan özellik durumlarını gösteren monofiletik gruplar (tetrapodlar, amniyotlar, kuşlar) gibi bazı omurgalı gruplarının bir filogenisi.

En yalının yeğlenmesi ilkesi

Tek bir kez türemiş olan paylaşlan özelliklerin monofiletik grupları tanımladığı şeklindeki Hennig'in ilkesinin iki güçlüğü vardır: İlki, özelliğin hangi durumunun türemiş olduğunu, ikincisi ise, türemiş mi yoksa homoplasi mi olduğunu nasıl söyleyebiliriz? Şekil 2.4 deki hipotetik soy ilişkilerinde, 0'ın atasal g_1'nın ise iki kez evrimleştiğini varsaymakta özgürdük. Gerçek yaşamda, bize böyle bilgi verilmez. Bunu bir şekilde biz belirlemek zorundayız. Taşıl kayıtlarının atanın özelliklerinin ne olduğunu bize söyleyeceğini varsayarız, fakat, göreceğimiz gibi, tıpkı yaşayan türlerinkinde olduğu, taşıl ve yaşamakta olan türlerin ilişkileri de yorumlanmak zorundadır. Ayrıca, 4. Bölümde göreceğimiz gibi canlıların büyük çoğunluğunun taşıl kayıtları tam değildir.



*Amniyotlar (reptiller, kuşlar ve memeliler), karada yaşam için gereken özellikleri uyarlamış omurgalılardır: sert kabuğu ile amniyotik yumurta, koruyucu embriyonik zarlar (koryon ve amniyon) ve embriyonik atık ürünleri depolamak için zarsı bir torba (allantois).

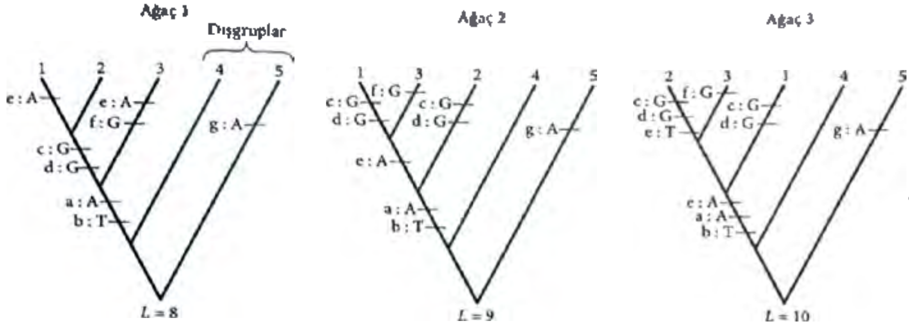


Şekil 2.6 Balinaların filogenetik ilişkileri için iki olası hipotez. (A) Balinalar ve ton balığı gibi balıklar arasında, sırt yüzgecine dayanarak yakın bir ilişki olduğunu öneren hipotetik bir filogeni. (B) Balinaların diğer memelilere en yakın olduğu şeklindeki kabul gören filogeni (C) Dallar üzerindeki çentikler, her filogeninin akla getirdiği çeşitli özelliklerdeki evrimsel değişimleri göstermektedir. Özellikler 2–5, tetrapodların, ve aynı şekilde özellikler 6–9 memelilerin, tek bir kez türemiş olan paylaşılan özelliklerini göstermektedir. Kabul gören filogeni, A'daki filogeniye göre daha az sayıda değişim gerektirmektedir. Bu nedenle A'dakine göre daha yalın bir hipotezdir.

Bu sorunları çözmek için geliştirilmiş olan yöntemlerin bazıları **en yalının yeğlenmesi** (parsimony) kavramına bağlıdır. **En yalının yeğlenmesi**, geçmişi en az 14. yüzyıla kadar uzanan, *en az belgelenemeyen varsayıma dayalı en yalın açıklamanın, kanıtsız çok sayıda varsayıma dayanan daha karmaşık hipotezlere yeğlenmesi ilkesidir*. En yalının yeğlenmesine dayanan yöntem, filogenetik analiz yöntemlerinin en yalını ve en yaygın olarak kullanılanıdır.

Filogenetik analizde, yalınlık ilkesine göre, bir taksonlar grubu için düşünülebilen filogenetik ağaçlar arasında, gerçek filogeninin en iyi tahmini en az sayıda evrimsel değişim gerektiren ağaçtır. Örneğin, üst yüzgeçleri nedeniyle balinalar ile ton balığı gibi balıkların monofiletik bir grup oluşturduğunu ve memeli denilen tüm diğer yaratıkların başka bir monofiletik grup oluşturduğunu öne sürdüğümüzü varsayalım (Şekil 2.6A). Bu soy ilişkisi balinalar ve memeliler tarafından paylaşılan bir çok özelliğin (dört odacıklı kalp, süt, tek aort yayı gibi), aynı zamanda balinalar ve kertenkeleler gibi diğer tetrapodlar tarafından paylaşılan bir çok özelliğin (tetrapod üye yapısı, akciğerler gibi) her birinin iki kez evrimleştiğini ileri sürmemizi gerektirir (Şekil 2.6B). Önerdiğimiz filogenide birden çok kez olduğunu varsaymak zorunda olduğumuz "fazla" evrimsel değişimler, homoplas değişimlerdir. Bu nedenle *yalınlık, en iyi filogenetik ilişkinin en az sayıda homoplas değişim gerektirdiğini varsayar*.

1., 2. ve 3. türler arasındaki ilişkileri belirlemek istediğimizi düşünelim. Bunların 4. ve 5. taksonlara göre monofiletik bir grup oluşturduklarından oldukça eminiz. 4. ve 5. türlerin bu grupla sırasıyla daha uzak ilişkide olduklarından da oldukça eminiz. İlişkilerini bulmayı amaçladığımız monofiletik tür kümesine, içgruba göre, uzak akraba olan taksonlara dışgruplar denilir. (Örneğimizde, 1., 2. ve 3. türler, insansı türler, 4. tür bir kemirgen ve 5. tür ise kanguru gibi keseli olabilirdi. Geçmişte elde edilmiş çok kapsamlı kanıtlara göre, kemirgen ve keselilerin, çeşitli insansıların birbirine olduğundan daha uzak akraba olduklarından eminiz.) Şekil 2.7'nin gösterdiği gibi, üç içgrup türü arasında üç olası çatallanma ilişkisi (soy ağacı 1-3) vardır: en yakın akrabalar 1. ve 2., 1. ve 3. ya da 2. ve 3. olabilirdi. Şekildeki veri matrisi, her türden homolog DNA dizilerinde nükleotit bazlarının yedisinin yerini gösteriyor.



Özellik
(belli bir konumdaki nükleotit)

Tür	a	b	c	d	e	f	g
1	A	T	G	G	A	C	T
2	A	T	G	G	T	C	T
3	A	T	T	C	A	G	T
4	C	G	T	C	T	C	T
5	C	G	T	C	T	C	A

Şekil 2.7 Bir filogeniye, en yalınının yeğlenmesi yöntemiyle varılması. Matris, DNA dizisindeki yedi konuma göre özellik durumlarını (nükleotit bazları) vermektedir. Tür 1,2 ve 3 arasında olası ilişkilerin belirtildiği her üç ağaç üzerinde, paylaşılan özellik durumlarında değişimlerin konumları gösterilmektedir. Üç ağacın uzunlukları (*L*) karşılaştırıldığında, 1. ağacın en kısa (*L* = 8) olduğunu görüyoruz; diğer bir deyişle, en az özellik değişimi önermemizi gerektiriyor.

İşimiz, hangi soy ağacı yapısının, özelliklerde en az sayıda evrimsel değişimi gerektirdiğini belirlemektir. Bunu, her ağaçta, her özelliğin değişmesi gerektiği yeri durum değişikliklerini en aza indirgeyecek şekilde işaretleyerek yaparız. 1. soy ağacını düşünelim ve ilk olarak türler arasında özellik *a*'nın değişimini inceleyelim. Tür 1, 2 ve 3'ün durum A'yı ve tür 4 ve 5'in durum C'yi paylaşması gerçeğinin en yalın açıklaması, içgrubun ortak atasında C'nin, A ile değiştirildiğidir; bu tek değişiklik ağacı, A'lı ve C'li türler olmak üzere ikiye ayırır. Değişimin, tersinden çok, C'den A'ya olduğu sonucuna varırız, çünkü eğer A, atasal özellik durumu olmuş olsaydı, tür 4 ve 5'in evriminde A'dan C'ye iki bağımsız değişimi varsaymamız gerekirdi. Bu yalın (parsimonious) bir örnek olmazdı.

Her özellik için aynı yolu izleyerek 1. ağaçta, tür 1 ve 2'nin kardeş gruplar (diğer herhangi bir grupla paylaşılmayan ortak bir atadan türeyen gruplar) olduğunu kanıtlayan özellik c ve d'de evrimsel değişimlerin bu türlerin ortak atasında çizilerek gösterilmesi gerektiğini anlardık. T'den A'ya iki kez evrimleşen özellik e benzeştirici (homoplas) olmalıdır; eğer bu ağaç gerçek çatallanmanın tarihini yansıtıyorsa, bir kez değişmiş olmasının ve yine de 1. ve 3 türlerde aynı durumda bulunmasının hiçbir yolu yoktur. Özellik f ve g, sırasıyla yalnız 3. ve 5. türlerde değişikliğe uğramış tek dalda türemiş (otapomorfi) özelliklerdir.

Sonra, tüm diğer olası filogeniler için aynı yol izlenir. (Bu çok sıkıcı işlemler, tipik olarak daha çok tür ve çok daha fazla özellik içeren gerçek filogenetik analizler sözkonusu olunca bilgisayar programları ile yapılır.) Soyağacı 2'nin topolojisi, özelik e'nin benzeştirici olmadığı, fakat sözkonusu soyağacında kardeş taksonlar olan tür 1 ve 3'ün ortak atasında T'den A'ya evrimleştiği anlamına gelmektedir. Bununla birlikte, özellik c ve d'nin her ikisi de bu durumda benzeştirici evrim geçirmiş olmalıdır. Soyağacı 3, benzer şekilde özellik c ve d'nin yakınlaştırıcı evrim geçirdiklerini ve özellik e'nin T'den A'ya ve sonra yine T'ye evrimsel geri dönüş yaşadığını göstermektedir.

Bu işlemi tüm üç olası çatallanan ağaç için tamamlamış olarak, eğer özellik durumu değişikliklerini sayarsak (her ağacın "uzunluğu"), 1. soyağacının, en az özellik durumu değişikliği gerektirdiği için en kısa ağaç olduğunu görürüz. Dahası, 1. ve 3. ya da 2. ve 3. türlerinkinden daha çok özellik, 1. ve 2. türlerin monofiletik geçmişini desteklemektedir. Yalınlık ölçütüne göre, 1. soyağacı, ağacın çatallanma tarihi konusunda en iyi tahminimizdir. Herhangi gerçek bir durumda, kuşkusuz, en yalın ağacın uzunluğu ile diğer olası ağaçlar arasındaki farkın, öngörümüze güven duymak için çok daha büyük olmasını bekleriz.

Şimdi tanımlanmış olan en yalının yeğlenmesi, kullanımı en yalın ve en kolay yöntem olmasına karşın, genellikle en güvenilir yöntem değildir. Kimi diğer yaygın olarak kullanılan yöntemlerden Kutu B'de söz edilmektedir.

KUTU 2B Diğer Filogenetik Yöntemler

Soy ilişkilerini belirlemek için bir çok yöntem ileri sürülmüş ve bunların güçlü yanları ve sakıncaları tartışılmış ve çözümlenmiştir (Felsenstein 2004). Bazıları, verilerden tek bir ağaç hesaplayan işlemsel süreçlerdir. Bunlar arasında, soy hatları arasında eşit DNA dizisi evrimini varsaymayan KOMŞU-KATILMA YÖNTEMİ (NEIGBOR-JOINING METHOD), en sık kullanılanıdır. Bununla birlikte, pek çok uygulayıcı, az sayıda takson için bile mümkün olan büyük sayıdaki ağaçları karşılaştıran "ağaç-arama" yöntemlerini yeğler. Bu yöntemler, verilere uygun olan en kısa ağaçları bulma olasılığının en yüksek olduğu, bilgi işlemsel "arama" programları kullanır.

En yalının yeğlenmesi ilkesine dayananlarda olduğu gibi bazı "ağaç-arama" programları, incelenen ağaçların çoğunu ayırır, öyleki bulunan en kısa ağaç, hemen hemen onun kadar kısa diğer ağaçlarla karşılaştırılabilir. Bu durumda, en kısa ağacın(ya da ağaçtaki kümelerin) güvenilir olup olmadığı, ya da diğer ağaçlardan yalnız şans sonucu ayrılıp ayrılmadığı ile ilgileniriz. Bu istatistiksel sorun, çoğu zaman özelliklerin (örneğin, dizideki nükleotit konumları) çok sayıda alt örneklem gruplarının yinelenen filogenetik analizlerde kullanıldığı BOT-BAĞLAMA (BOOT-STRAPPING) denilen bir işlemle çözülür. Eğer özel bir küme farklı veri takımları (bot bağı örnekleri) kullanıldığında sürekli olarak elde ediliyorsa, bu kümenin güvenilirliğine inancımız artar. İlişkileri güvenilir olarak çözülemeyen iki ya da daha fazla takson grubu, çoğu zaman bir üç ya da daha çok dalın (POLİTOMİ) çıktığı bir düğüm ile gösterilir. Bir OYDAŞIM AĞACI (CONSENSUS TREE), hem emin olduğumuz ilişkileri, hem de çözülmemiş ilişkileri gösteren politomileri verir.

Bazı güçlü ve giderek yaygınlaşan ağaç-arama yöntemleri, EN YÜKSEK OLASILIK (MAXIMIMUM LIKELIHOOD, ML) ve BAYES (BAYESIAN) yöntemleridir. Burada ayrıntılı olarak açıklamak için çok karmaşıktırlar. Her ikisi de, bir verilerin evrimi modelini kullanır (genellikle DNA dizileri). Örneğin model, nükleotit değişimlerinin hepsinin eşit olasılık taşıdığını ve verilerden sabit bir değişim hızının kestirilebileceğini ("Kimura'nın bir parametre modeli") varsayabilir ya da farklı değişim çeşitlerinin kendine özgü farklı hızlarda olabileceğini varsayabilir ("Kimura'nın iki parametre modeli"). Model ve olası bir ağaç göz önünde bulundurulursa, en yüksek olasılık yöntemi, verileri gözleme olasılığını hesaplar. Filogeninin en iyi kestirimi, bu olasılığı en çok yükselten ağaçtır. Daha sonra geliştirilen, giderek yaygınlaşan, Bayes yöntemi, model ve ağaç göz önünde tutularak, belirli bir ağacın olasılığını en yükseğe çıkarmak yoluyla en yüksek olasılık yönteminden ayrılır. (görünüşte ince, fakat yine de önemli bir fark olduğuna dikkat ediniz.) En yüksek olasılık yönteminden farklı olarak Bayes yöntemi, bir grup ağacın olasılığını sağlar ve hesaplar, öyle ki bu olasılıklar karşılaştırılabilir (Huelsenbeck vd., 2001).

Bir filogenetik analiz örneği

Geleneksel sınıflandırmalarda, primat üstfamilyası Hominoidea, üç familyadan oluşur: uzun kollu maymunlar (Hylobatidae), insan ailesi (Hominidae), ve gerçek maymunlar (Pongidae). Gerçek maymunlar, güney Asya'da bulunan orangutan (*Pongo pygmeus*), Afrika'da bulunan goril (*Gorilla gorilla*); yine Afrika'da bulunan iki şempanze türünden (*Pan*) oluşur. Anotomik kanıtlardan, uzun süredir Hominoidea'nın monofiletik bir grup olduğu ve Hylobatidae'nin, diğer türlere, bu türlerin birbirine olduğundan daha uzak ilişkide olduğu kabul edilmişti.

Fiziksel olarak, *Pongo, Pan ve Gorilla, Homo*'dan daha çok birbirlerine benzer görünümdedir (Şekil 2.8). Bu nedenle, geleneksel görüş, Pongidae'nin monofiletik olduğu ve ilk olarak *Homo*'nun çatallanarak ayrıldığı şeklindeydi. Bununla birlikte, moleküler veriler kesinlikle göstermiştir ki insan ve şempanze, birbiriyle en yakın ilişkisi bulunan türlerdir (Ruvolo 1997). Bu sonuca götüren birçok DNA analizi arasında, bir hemoglobin sözde genini (erken primat evriminde hemoglobin geninin ikilenmesi ile ortaya çıkan işlevsel olmayan bir DNA dizisi) içeren 10,000 baz çiftinden daha uzun bir DNA parçasının dizilimini belirleyen Goodman ve arkadaşlarının (Goodman vd. 1989; Bailey vd. 1991) bir çalışması özellikle önem taşımaktadır (Bölüm 8'e bkz.). Bu türlerin filogenetik analizinde Homoniodea'nın uzak akrabası olan Yeni Dünya örümcek maymunu, *Ateles* ve daha yakın ilişkideki bir aileye (Cercopithecidae) ait olan Eski Dünya Rhesus maymunu, dışgruplar olarak kullanılmıştır.

TABLO 2.1 ***Orangutan (Pongo), gorilla (Gorilla), şempanze (Pan) ve İnsanın (Homo) ψη-globin sözdegeni nükleotit dizileri arasındaki farklılaşma***[a]

	Gorilla	*Pan*	*Homo*
Pongo	3.39	3.42	3.30
Gorilla		1.82	1.69
Pan			1.56
Homo			0.38

Kaynakça: Veriler Bailey vd. (1991) dan alınmıştır.

[a] İki insan dizisi arasındaki farklılaşma yüzdesi tablonun sağ alt köşesinde verilmiştir. *Homo* ve diğer türler arasındaki farklılaşmalar, bu iki dizinin ortalaması kullanılarak hesaplanmıştır. Değerlerde çoklu nükleotit yer değişimi için düzeltme yapılmamıştır.

(A) Gibbon



(B) Orangutan



(C) Goril



(D) Şempanze

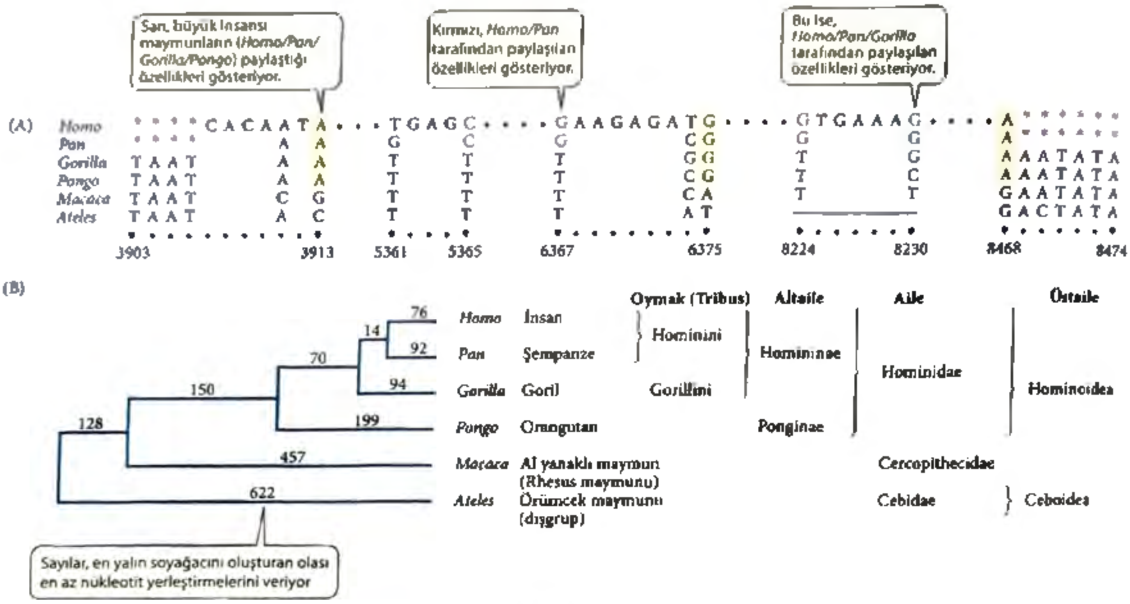


Şekil 2.8 Primat üst ailesi Hominoidae'nin üyeleri. (A) Beyaz-elli asya maymunu (jibon), Hylobatidae ailesi. (B) Orangutan, *Pongo pygmeus*. (C) Ova gorili, *Gorilla gorilla*. (D) Şempanze, *Pan triglodytes*. Diğer iki Homonoid türü, *Pan paniscus* (bonobo) ve *Homo sapiens* (insan) burada görülmüyor. (Photos: A© Steve Bloom / Alamy Images; B © Shaun Cunningham / Alamy Images; C, D © Gerry Ellis / Digital Vision.)

Goodman ve arkadaşları, hominoid çiftleri arasında ψη-globin sözde geninin dizilim özdeşliği oranının, özellikle baz çiftlerinin yüzde 2 den azının farklı olduğu *Homo* ve *Pan* arasında, yüksek olduğunu buldular (Tablo 2.1). Bununla birlikte iki tür, bazı baz çifti değişimleri ve bazların kısa ekleme (insertion) ve eksilmelerinde (deletions) farklıdır (Şekil 2.9). DNA dizisinde 8230 numaralı yer (Şekil 2.9) gibi bazı konumlar orangutanı, şempanze, goril ve insandan ayırır. (Bu ve diğer örneklerde, yalnız bir DNA ipliğinin dizisi verilmektedir; diğer iplik, kuşkusuz, ilk ipliğin tümleyicisidir.) 8468.-8474. konumlar gibi kısa dizi kayıpları dahil, ondört paylaşılan türemiş özellik, şempanze ve insanı kardeş gruplar olarak birleştirir. Bunun tersine, sadece üç konum (bu şekilde hiçbiri gösterilmiyor)şempanze ve gorilin en yakın akraba olduğu hipotezini destekliyor. Şempanze ve insanın en yakın akraba oldukları ve gorilin bu çifte kardeş grup olduğu şekil 2.9B'deki soyağacı, şempanze ve insanı ayıran bir ağaçtan sekiz adım (evrimsel değişim) daha kısadır. Bir çok diğer moleküler veri serisi bu sonucu desteklemektedir. Böyle filogenetik çalışmalar, Bölüm 3'te açıklandığı gibi taksonomistleri gerçek maymunlar ve insanın sınıflandırılmasını değiştirmeye itmiştir (Şekil 2.9B).

Filogenetik hipotezlerin değerlendirilmesi

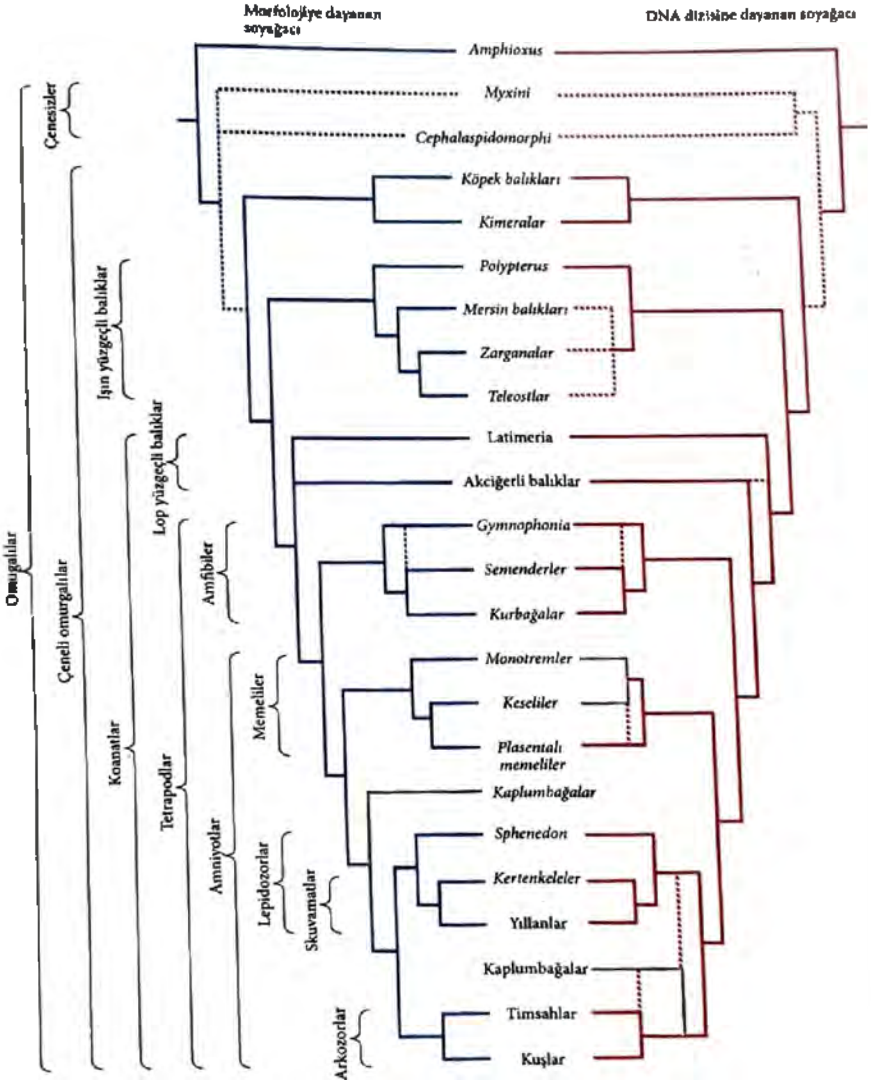
Filogenetik çıkarımlarımızın geçerliliğine nasıl karar vereceğiz? Belirli bir veri kümesinden elde ettiğimiz soy ağacı kestirimi, *geçici* olarak kabul edilen filogenetik bir hipotezdir (herhangi bir bilimsel söylemde olduğu gibi). Ek veriler, hipotezden vazgeçmemize ya da onu değiştirmemize yol açabilir ya da hipoteze ek destek sağlayabilir. *Filogenetik bir hipotezi doğrulamanın başlıca yolu, onun bağımsız veriler ile uyum içinde olup olmadığını görmektir.* Örneğin, morfolojik özellikler ve DNA dizileri birbirinden bağımsız olarak evrimleşir ve bu nedenle bağımsız filogenetik bilgi sağlar (aşağıya ve Bölüm 19'a bkz.). Bazı istisnalar dışında, bu iki tip veri benzer filogeni kestirimlerine yol açar (Patterson vd. 1993). Örneğin, DNA dizilerine



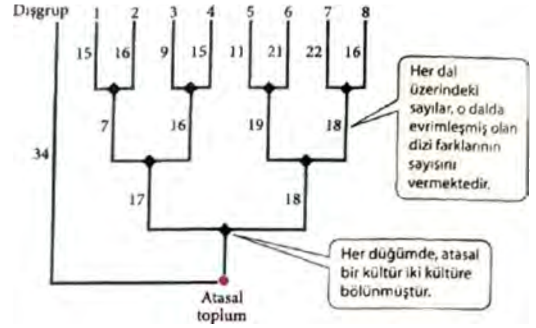
Şekil 2.9 ψη-globin sözgenine dayanan primatlar arasındaki filogenetik ilişkilerin kanıtları (A) Altı primatta DNA dizilerinin bölümleri. *Macaca*, bir Eski Dünya maymunu ve *Atales*, bir Yeni Dünya Maymunu, sırasıyla Hominoidea'ya giderek uzaklaşan dışgruplardır. Diziler, gösterilen yerler dışında birinin aynıdır. *Atales* ve *Macaca* dışgruplarını kullanarak, 3913., 6375., ve 8468. konumlar diğer dört genusun paylaşılan türemiş özelliklerine örnek oluşturmaktadır. 8320. konum, *Gorilla*, *Pan* ve *Homo* için bir paylaşılan türemiş özelliktir. *Pan* ve *Homo*'nun paylaşılan türemiş ozellikleri, 5365., 6367. ve 8224. konumlardaki baz çifti değişimlerini ve 3903-3906 ve 8469-8474 arasındaki baz çiftlerinin eksildiği mutasyonlarını içerir (kırmızı asteriskler). Paylaşılmayan türemiş özellik durumları, 3911 ve 3913 (*Macaca*), 8230 (*Pongo*), 6374 (*Gorilla*), 5361 (*Pan*) ve 6374 (*Homo*). (B) *Ateles*'i bir dışgrup olarak kullanan, ψη-globin dizisine dayanan en yalın filogeni. En az sayıdaki değişimler her dal boyunca belirtilmiştir. *Homo-Pan-Gorilla* grubunu ayıran bir ağaç 65 adım daha uzun, *Homo* ve *Pan*'ı ayıranı ise 8 adım daha uzun olacaktır. İnsanlar ve insansılar için önerilen çeşitli sınıflandırmalardan birini içeren bir şekil (Delson vd. 2000). (A Goodman vd.'den 1989; Shoshani vd. 1996.)

dayanan omurgalı taksonları arasındaki filogenetik ilişkiler, birkaç istisna dışında, morfolojik özelliklerden çıkarılankilerle aynıdır (Şekil 2.10).

Filogenetik yöntemlerin geçerliğini, onları mutlak olarak bilinen filogenilere uygulamakla sınayabiliriz. Bir çok araştırıcı, çeşitli evrim süreci modellerine göre bilgisayarda oluşturulan soyhatlarının çatallanmasına ve özelliklerinin değişmesine izin verecek biçimde evrimin bilgisayar benzetimlerini yaptı. (Örneğin, özellikler, farklı ortalama hızlarda rastgele değişebilir ya da ortak bir atadan türeyen iki türden biri diğerinden daha hızlı evrimleşebilirdi.) Araştırıcılar, çeşitli filogenetik yöntemlerin, benzetilmiş soy hatlarının son özelliklerini kullanarak doğru çatallanma tarihini yansıtıp yansıtmayacağını araştırdılar. Belki de kuşkucular için daha da inandırıcısı, araştırıcılar tarafından soy hatlarına bölünen (yapay çatallanma olayları ya da düğümler yaratarak) ve evrimleşmesine izin verilen gerçek canlıların deneysel toplumlarına uygulanan filogenetik yöntemlerdir. Böyle bir çalışmada, (David Hill vd. 1992; Cunningham vd. 1988) T17 bakteriyofajının soyhatlarını, ardı ardına bölerek yaklaşık 300 kuşak boyunca bunlarda DNA dizisi farklılıklarının birikmesine neden olan mutasyon oluşturucu bir kimyasala maruz bıraktı. Sonra araştırıcılar, oluşan sekiz soyda (Şekil 2.11) dizi farklılıklarını saydılar ve verilerin



Şekil 2.10 Morfolojik özelliklerden (solda) ve DNA dizilerinden (sağda) kestirildiğine göre omurgalıların ana grupları arasındaki ilişkiler. Bu iki bilgi kaynağı, genel olarak benzer kestirimler veriyor. Moleküler veriler, morfolojik verilere (gri dallar) göre filogenetik konumlarda yalnız kesin bir değişim (kaplumbağalar) ve bir olası değişim (monotrem/marsupiyal ilişkisi) gerektiriyor. DNA dizisi verilerinin işaret ettiği, iki ağaç arasında farklılık gösteren kesin olmayan ilişkiler ve birbirine seçenek olabilecek olası ilişkiler, noktalı çizgiler olarak gösterilmiştir. Meyer ve Zardoya 2003'den.)



Şekil 2.11 Hillis ve arkadaşları tarafından çalışılmış olan T7 bakteriyofajının deneysel toplumlarının gerçek filogenisi. Deney sonunda toplumlar arasında dizi farklarına dayanarak yapılan filogeni kestirimi, gerçek filogeninin tam olarak aynısıydı. (Hillis vd. 1992.)

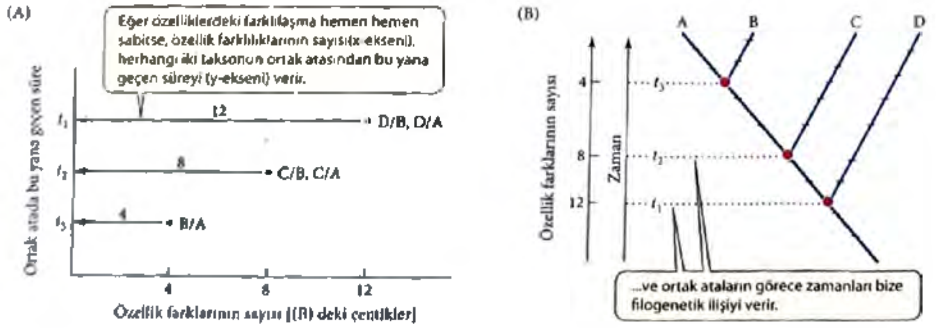
filogenetik bir analizini yaptılar. Bu kadar toplum için, her bir soy hattının ikiye ayrıldığı 135135 olası çatallanan ağaç vardır, fakat araştırıcıların kullandığı filogenetik analizler, tek gerçek ağacı doğru şekilde bulmuştur.

Moleküler Saatler

Eğer evrim yalnız farklılaştırıcı olsaydı (örn. hiç homoplasi olmasaydı) ve eğer tüm soyhatları aynı sabit hızla evrimleşseydi, o zaman iki türün arasındaki farklılıkların sayısı ortak atadan bu yana geçen zamanın doğru bir göstergesi olurdu (Şekil 2.12). Bu durumda, filogeniyi-çatallanmanın görece sırasını-yalnız takson çiftleri arasındaki farklılıkların düzeyi olarak belirleyebilirdik (Şekil 2.4A). Filogenetik çalışmaların geçmişinde ilk zamanlar, veriler DNA dizilerinin gerçekten de sabit bir hızla evrimleşebildiği ve birbirinden uzaklaşabildiği izlenimini vermişti (ki bu morfolojik özellikler için kesinlikle doğru değildir). Bu kavram, moleküler saat olarak adlandırıldı (Zuckerkandl ve Pauling 1965). Moleküler saatin kesinliği ölçüsünde, bu bir filogeniyi tahmin etmenin basit bir yolunu sağlayabilir. Aynı zamanda, eğer moleküler saatin ne kadar hızlı "tıkladığını" belirleyebilirsek, bu farklı taksonlar ayrıldıktan şimdiye kadar geçen mutlak zamanı tahmin edebilmemizi olanaklı kılar. (Unutmayın ki şimdiye kadar ele aldığımız filogenetik ağaçlar yalnız taksonların çatallanma sırasını ve bu nedenle onların mutlak ayrılma zamanlarından daha çok görece ayrılma zamanlarını tanımlamaktaydı.)

Moleküler evrimin hızını kestirebilmek için, ortak atalarından bu yana tür çiftleri arasında oluşmuş olan farkları (örn. baz çiftlerini), her değişikliğin olduğu yeri kestirilmiş filogenimizde en kısa şekilde çizerek hesaplarız (Şekil 2.4 ve 2.7'de olduğu

Şekil 2.12 Eğer uzaklaşma sabit bir hızla olduysa, soy hatları arasındaki göreli ayrılma zamanları, taksonlar arasındaki toplam farklardan (ya da benzerliklerden) belirlenebilir ve taksonların filogenisi o zaman kestirilebilir. (B) Evrimin sabit bir hızla geçekleştiği, bu nedenle taksonlar arasındaki farklardan kestirilebilen hipotetik bir filogeni. Her çentik yeni bir özellik durumunun evrimini gösteriyor.



gibi). Örneğin, Şekil 2.9B, *Homo*'nun *Pan*'la ortak atası arasında 76 değişim (örn. 6374. konumda), bu ortak ata ile *Gorilla* dalı arasında 14 değişim (örn. 5365. konumda), bu üç taksonun ortak ataları ile *Pongo*'nun ayrıldığı noktaya kadar 70 değişim (örn. 8230 konumda) gösteriyor. Bu insansılar, rhesus maymununun (*Macaca*) temsil ettiği eski dünya maymunlarına (Cercoppithecidae) giden soyhattından ayrıldığına göre, Homo'ya giden soy hattında 76 + 14 + 70 + 150 = 310 baz çifti değişimi olmuştur.

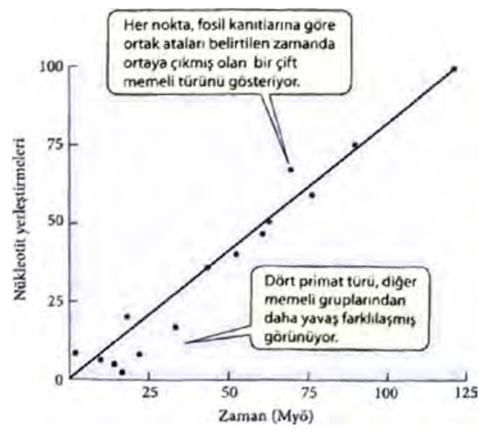
Eğer ayrılmanın mutlak zamanının bir tahmini olsaydı, *ortalama baz çifti değişiminin* hızı kestirilebilirdi. Örneğin, rhesus maymunu ve insansıların ayrılmalarından sonra geçen sürenin bir kestirimini sağlayan cercopithecoid maymunlara ait en eski taşıllar en yakın 25 milyon yıl öncesine kadar gider. İnsansılarla rhesus maymununun ortak atasından bu yana, Rhesus maymunu soy hattı için baz çifti başına milyon yıldaki değişimlerin sayısı 457/10000 baz çifti/25, milyon yılda 1.83×10^{-3} ya da yılda 1.83×10^{-9}'a eşittir. Ortak atadan *Homo*'ya ortalama hız, 310/10000/25 = 1.24×10^{-3}/milyon yıldır. Bu nedenle, her hatta olan değişimlerin ortalaması (457 × 310)/2 = 385 baz çifti olduğuna göre, ortalama değişim hızı milyon yılda 385/10000/25 ya da 1.53×10^{-3}/milyon yıl olacaktır.

Bu şekilde, belirli bazı taksonların kesin ayrılma zamanları üzerindeki bilgilerden giderek hızını belirlemek üzere, moleküler bir saat ayarlanabilir ki bu da iyi taşıl kayıtları olmayan diğer taksonların ayrılma zamanlarını kestirmede kullanılabilir. Örneğin, iki primat türünün ψη-globin sözdegeni dizileri arasındaki baz çifti farklarının oranının 0.00256 olduğunu kabul edelim. Varsayılan bir moleküler saatte,

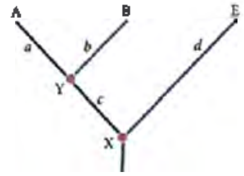
$$D = 2rt$$

ki burada iki dizi arasında fark gösteren baz çiftlerinin oranı D, baz çifti başına milyon yıldaki ayrılma hızı r, türlerin ortak atasından bu yana geçen zaman t, ayrılmakta olan iki soy hattı ise çarpan 2 ile gösterilmektedir. Eğer Şekil 2.9'daki verilerden hesaplanan $D = 0.00256$ ve $r = 0.001534$ ise, bu durumda, iki türün ayrılma zamanları için en iyi kestirimimiz $t = D/2r$ = 8,3 milyon yıldır.

Charles Langley ve Walter Fitch (1974), moleküler saat hipotezini sınamak üzere taşıl verilerini ilk kullananlar arasındaydılar. Yedi proteinin amino asit dizilerinden, memeli tür çiftleri arasındaki nükleotit farklarının sayısını kestirdiler (Bölüm 8'de bunun nasıl yapıldığını göreceğiz). Langley ve Fitch, moleküler farklılıkların sayısı ile ayrılmadan beri geçen zaman arasında güçlü fakat tam olmayan korelasyon buldular. "Saat"leri, filogeninin ince değil, fakat kaba kestirimleri için kullanılabilirdi.



Şekil 2.13 Moleküler evrimin yaklaşık sabit bir hızı olduğunu gösteren ayrılmadan sonra geçen süreye karşı baz çifti yerleştirmeleri. Her nokta, taşıl kanıtlarına göre, en yakın ortak ataları x-ekseninde belirtilen bir memeli çiftini simgeliyor. y-ekseni, iki türe ait yedi proteinin amino asit dizileri arasındaki farklardan çıkarsanan baz çifti yerleştirmelerinin sayısını göstermektedir. Dört yeşil nokta ise primat çiftlerini simgelemektedir. (Langley ve Fitch 1974'den)



Şekil 2.14 Moleküler uzaklaşma hızının sabitliği için bağıl hız testi. Diziler, yaşayan türler A ve B, ve dışgrup E türü için elde edildi. Y ve X, atasal türleri gösteriyor. Küçük italik harfler, her dal boyunca özellik farkı sayısını simgelemektedir. A ve E arasındaki genetik uzaklık, $D_{AE} = a + c + d$ dir. B ve E arasındaki ise $D_{BE} = b + c + d$ dir. Eğer hız sabitliği tüm ağaç için geçerliyse, X türünün ortak atası olduğu herhangi bir çift tür arasındaki uzaklık, diğer böyle herhangi tür çifti arasındakine eşit olacaktır.

Bununla birlikte, dizilim farklılaşmasının hızı, her zaman bu örnekte olduğu gibi hemen hemen sabit değildir (Mindell ve Thacker 1996; Smith ve Peterson 2002). Taşıl kaydından ayrılma zamanı hakkında bilgi olmasa bile, dizi evriminin moleküler saate uyup uymadığını belirlemek için çeşitli yöntemler bulunmaktadır. Görece hız testi böyle yöntemlerden biridir (Wilson vd. 1977). Herhangi bir ortak atadan (filogenetik ağaçta herhangi bir çatallanma noktasından), bu atadan türemiş yaşayan her türe kadar geçmiş olan zaman *tamamen aynıdır*. Bu nedenle, eğer soy hatları sabit bir hızla farklılaşmışsa, filogenetik ağaçta bir türemiş türden diğerine tüm yollarda değişim sayısı (bazen GENETİK UZAKLIK da denir) hemen hemen eşit olmalıdır (Şekil 2.14). İnsansı örneğinde (Şekil 2.9B'ye bkz.), rhesus maymunu ile çeşitli insansılar arasındaki değişimlerin sayısı 806'dan (orangutan) 767'ye (insan) kadar değişmektedir. İnsana giden soy hattında evrim hızı biraz yavaşlamış görünmekle birlikte, bu sayılar o kadar yakındır ki oldukça sabit bir ayrılma hızını gösterir.

Görece hız testi, çeşitli canlılardan DNA dizi verilerine uygulandığında, yakın akraba taksonlar arasında dizi evrimi hızlarının, çoğu zaman oldukça benzer olduğunu göstermiştir. Bunula birlikte, uzak akraba taksonlar çoğu zaman oldukça farklı evrimsel hızlar gösterirler. Örneğin, kemirgenlerdeki dizi evrim hızı, insansılarınkinden iki üç kat daha fazladır (Li, 1997).

Taksonlar arasındaki filogenetik ilişkileri kestirmek için moleküler bir saat varsaymak gerekmez, o nedenle de filogenetik moleküler saatler çok az kullanılır. Bununla birlikte, moleküler saatler çoğu zaman yaklaşık ayrılma tarihlerini kestirmede yararlıdır ve daha sonra bu kitapta kullanımlarının çeşitli örneklerine rastlayacağız.

Gen Ağaçları

Şimdiye kadar, türlerin filogenetik ağaçlarını çıkarsamakla ilgilendik. Aynı ilkeleri kullanarak, bir genin DNA dizi çeşitleri (haplotipler) arasındaki tarihsel ilişkileri çıkarsayabiliriz. Çoğu zaman bir gen ağacı ya da gen soyağacı denilen genlerin bir filogenisi, bir tek türden ya da birden çok türden haplotipler içerebilir.

Bir DNA dizisi (haplotip), mutasyon yoluyla bir diğerine dönüşebilir (Bölüm 8'de göreceğimiz gibi). En basit mutasyon çeşidi, dizinin tek bir yerinde bir nükleotid baz çiftinin, bir diğerinin yerini almasıdır. Bu yolla evrimleşen bir dizi hipotetik haplotip düşünelim. Açıklamak amacıyla, bir dizi baz-çifti mutasyonu sonucu oluşmuş olan yedi haplotip varsayacağız.

	Konumlar				
Haplotip	1 2 3	4 5 6	7 8 9	10 11 12	13 14 15
3	A T A	C T A	T A T	G T T	G C C
2	A T A	C T A	C A T	G T T	G C C
1	A T A	C T A	C A C	G T T	G C C
4	A T A	C T A	C A C	G T T	A C C
5	A T A	C T A	C A C	G T T	A C T
6	A T A	C T G	C A C	G T T	A C T
7	A T G	C T G	C A C	G T T	A C T

Böylece T'nin C'nin yerine geçmesiyle haplotip 3, haplotip 2'den oluşmuştur (ya da tersi). Yeni haplotip (3), bir genin topluındaki farklı bireyler tarafından taşınan bir çok sayıdaki kopyalarından sadece birinin değişmesiyle ortaya çıkmıştır, öyleyse haplotip 3'ün atası olan (haplotip 2) varlığını, hiç değilse bir süre sürdürmektedir.

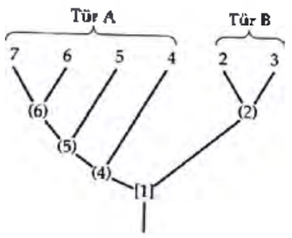
Şimdi tüm yedi haplotipi de bir canlı örnekleminde bulduğumuzu varsayalım. en az ayrılan dizilerin, en yakın ata-türeyen ilişkisine sahip olduğunu varsayarak, bunları bir KÖKSÜZ GEN AĞACI şeklinde düzenleyebiliriz; diğer bir deyişle, en yakın ilişkili haplotipler, birbirlerine en küçük sayıda olası mutasyonlar ile bağlanır.

Haplotip 1, 2. ve 4. haplotipler arasında yer alır çünkü haplotip 1'i diğer herhangi bir haplotipe bağlamak için daha büyük sayıda mutasyon gerekirdi. Bu yolla, pek ağaca benzemese de en yalın köksüz ağacı buluruz:

7—6—5—4—1—2—3

Bu noktada, evrimin hangi yönde olduğunu bilmediğimiz için ağaç köksüzdür (diğer bir deyişle hangi dizi tümü ortak atasına en yakın durumdadır). Dahası örneklemimizde sadece haplotip 2'den 7'ye kadar haplotipleri bulduğumuzu varsayalım. Haplotip 1'in varlığını, ya da geçmişte var olduğunu çıkarsayabiliriz, çünkü 9 ve 13. pozisyonlarda iki mutasyonla farklılık gösteren haplotip 2 ve 4 arasında gereken adımdır. Haplotip 4'ün doğrudan haplotip 2'den ortaya çıkması pek olanaklı değildir (ya da bunun tersi), çünkü aynı gende iki mutasyonun birden olması olasılığı yok denecek kadar azdır. Bu nedenle haplotip 1'i hipotetik ara form ya da ata olarak kabul ederiz.

Evrimin yönünü nasıl bilebiliriz? Haplotip 4, 5, 6, ve 7'nin A türünde ve haplotip 2 ve 3'ün ise yakın akraba tür olan B'de bulunduğunu düşünelim. Köksüz ağaçtan, 4'den 7'ye kadar olan haplotiplerin olduğu gibi haplotip 2 ve 3'ün yakın akraba olduğunu biliyoruz. En yalın çıkarsama, iki türün ortak atası, bu iki türdeki iki grup haplotipe yol açan, haplotip 1 gibi bir haplotipe sahipti. Atasal dizi ağacı köklendirmemize izin veriyor:

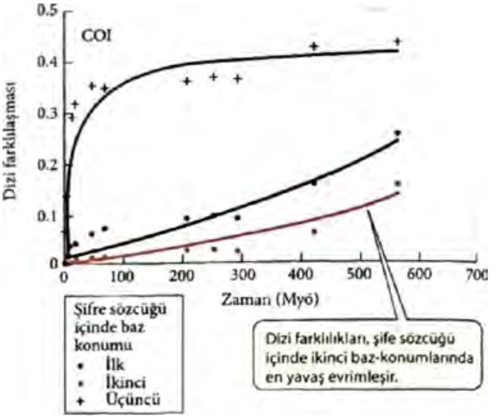


Haplotip 1'i atasal haplotip olarak varsaydığımıza göre, haplotiplerin evrimsel sırasının tür A'da 4 → 5 → 6 → 7 ve tür B'de 2 → 3 olduğu sonucuna varabiliriz. Haplotip 1'i iki türden birinde ya da her ikisinde bulsak bile bu sonuç değişmez.

Filogenetik Analizde Sorunlar

Uygulamada, taksonlar arasındaki ilişkileri çözmek oldukça zor olabilir. Burada bazı güçlüklerden söz edeceğiz, Bu güçlükleri çözmek için geliştirilen yöntemler bu kitabın konusu dışında olsa bile, karşılaşılan bazı güçlüklerden burada söz edeceğiz. Bununla birlikte, filogenetik analizleri güç kılan evrimsel süreçleri anlamak çok önemlidir; bu durumların örneklerine çok sık rastlayacağız.

1. *Özellikleri ölçmek zordur.* Filogenetik analiz için temel verileri elde etmede çeşitli sorunlar çıkabilir. Örneğin, anatomik özellikler, sistematikte önemlidir ve tipik olarak yok olmuş olan canlılar için elde olan tek veri çeşididir. Canlıların aynı özellik durumuna sahip olup olmadıklarına karar vermek çoğu kez anatomik ayrıntılar hakkında geniş bilgi sahibi olmayı gerektirir ve hiç de kolay ve önemsiz bir iş değildir. Başka bir sorun da, birbirinden bağımsız kaç özellik olduğu konusunda karar vermekle ilgilidir. Eğer bazı memeliler, her çenenin her iki yanında, iki kesici diş, bir köpek dişi, üç küçük azı dişi ve dört büyük azı dişine sahipse ve diğer memelilerin (örneğin karınca yiyenler) hiç dişi yoksa, bu tek özellik (tüm dişlerin kaybı) farklılığını mı, dört farklılık mı (dört çeşit dişin kaybı) ya da on farklılığı mı temsil eder? Eğer çeşitli yerlerdeki değişimler işlevi korumak için birlikte evrimleşirse, benzer bir sorun DNA dizi verilerinde çıkabilir Örneğin, ribosomal RNA molekülünün yapısı, bazlarının "gövde" oluşturmak için eşleşmek zorunda olduğu diziler içerir, öyle ki bu dizilerdeki değişimler birbirinden bağımsız değildir.



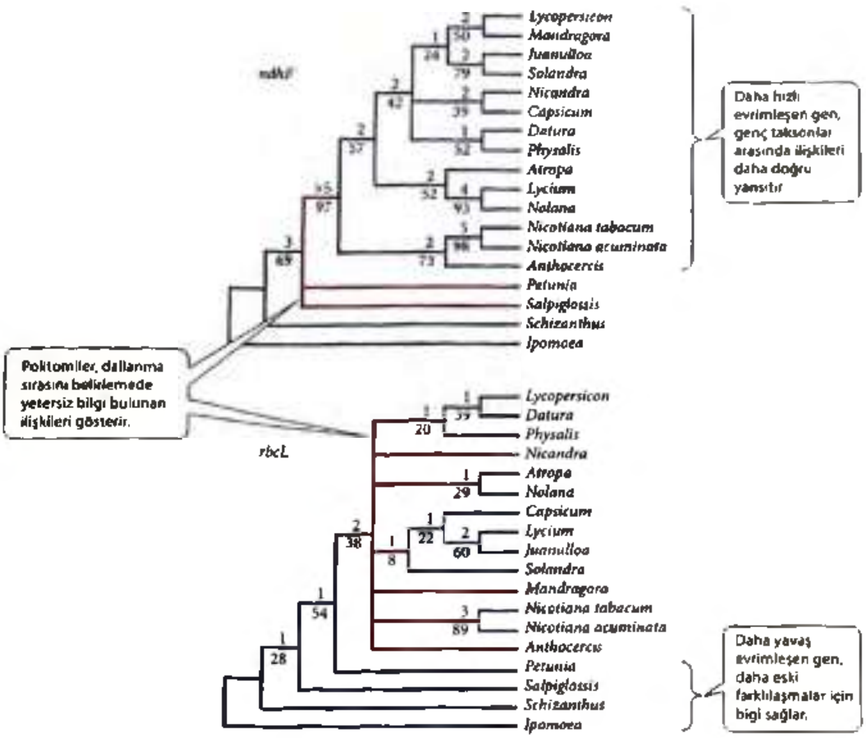
Şekil 2.15 Taşıl kayıtlarına dayanarak en yakın ortak atadan bu yana geçen zamana karşı çizilmiş omurgalı türü çiftleri arasındaki mitokondri geni COInın DNA dizilerinde farklı olan baz çiftlerinin oranı. Dizi farklılıkları, şifre sözcüklerinin üçüncü baz çifti konumlarında en hızlı, ikinci baz çifti konumlarında ise en yavaş olarak evrimleşir (bölüm 8 de göreceğimiz gibi). Üçüncü baz çifti konumlarında uzaklaşma, ortak atadan bu ya yana geçen süreyle önce hızla artar, sonra da aynı baz çifti konumlarında çok sayıdaki baz çifti yerleştirmesi nedeniyle dengelenir ve yatay bir konum kazanır. Bu nedenle, 75 milyon yıldan daha önce ayrılmış olan taksonlar için, bu konumlar hiçbir filogenetik bilgi sağlamaz. Bu analiz için kullanılan türler, iki balık, bir kurbağa, bir kuş, bir keseli, iki kemirgen, iki fok, iki balina türü ve insandır. (Mindell ve Thacker 1996 dan.)

2. *Homoplasi çok yaygındır.* Bu nedenle, bir veri kümesi, aynı şekilde iyi olan bir kaç filogenetik ağaç verebilir. Eğer diğer filogenetik hipotezler sadece bir kaç fazla evrimsel değişim anlamına geliyorsa belirli bir filogenetik kestirime bel bağlamak pek akıllıca sayılmaz. Onun yerine, diğer özellikler üzerinde daha fazla veri toplamaya çalışılmalıdır.

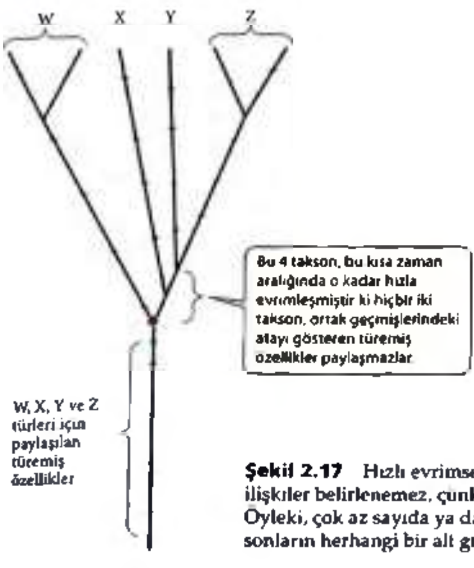
3. *Evrim süreci çoğu zaman önceki evrimsel tarihe ait izleri siler.* Eğer çalışılan taksonlar çok eskiden ayrıldıysa ya da çok hızlı bir evrim geçirdiyse, özelliklerinin çoğu o kadar farklışacaktır ki benzeşik özelliklerin ayırt edilmesi zor olabilir. Örneğin, dişler bir çok memeli arasındaki ilişkileri belirlemede önemli özellikler sağlar, fakat dişsiz karıncayiyenler arasındaki ilişkileri değerlendirmede kullanılamaz. DNA dizilerinde, bir yerde, önceden var olan sinapomorfileri silen çok sayıda değişim gerçekleşebilir. Bir baz yerinde A'dan C'ye mutasyon, o yerde başka değişim olmadığı sürece paylaşılan bir türemiş özelliğe neden olur; eğer türemiş bir taksonda, C'nin yerini G alırsa, ya da A'ya geri dönüş olursa ortak atanın kanıtları yok olmuş olur. Dahası, zaman geçtikçe, bir yerde, farklı soy hatlarında paralel olarak aynı bazın diğerlerinin yerini alması olasıdır. Bu nedenle, benzeştirici evrim ve ardışık değişimler ("çoklu vuruşlar") taksonlar arasındaki farklılaşmanın miktarını aynı düzeye getirir. Hızlı evrimleşen dizilerde yavaş evrimleşen dizilere göre bu platoya daha çabuk ulaşılır (Şekil 2.15). Bu nedenle, çabuk evrimleşen DNA dizileri, yakın zaman önce ayrılmış olan taksonların filogenetik analizinde yararlıdır (Şekil 2.16), yavaş evrimleşen DNA dizileri ise uzak geçmişte ayrılmış taksonlar arasındaki ilişkileri değerlendirmek için gereklidir.

4. *Bazı soy hatları o kadar çabuk ayrılırlar ki her monofiletik grubun atasının ayırt edici sinapomorfilere evrimleşmesi için çok az fırsat vardır.* Bir çok soy hattında kısa bir süre içinde böyle farklılaşma "patlaması", çoğu zaman uyarlamacı yayılım (evrimsel uyarlanma da denir) adını alır, çünkü soy hatları genellikle farklı uyarlanımlar kazanmışlardır. Örneğin, bir çok ötücü kuş ailesi, kısa bir süre içinde birbirinden ayrılmış göründüğü için aralarındaki ilişkiler pek iyi anlaşılmamaktadır.

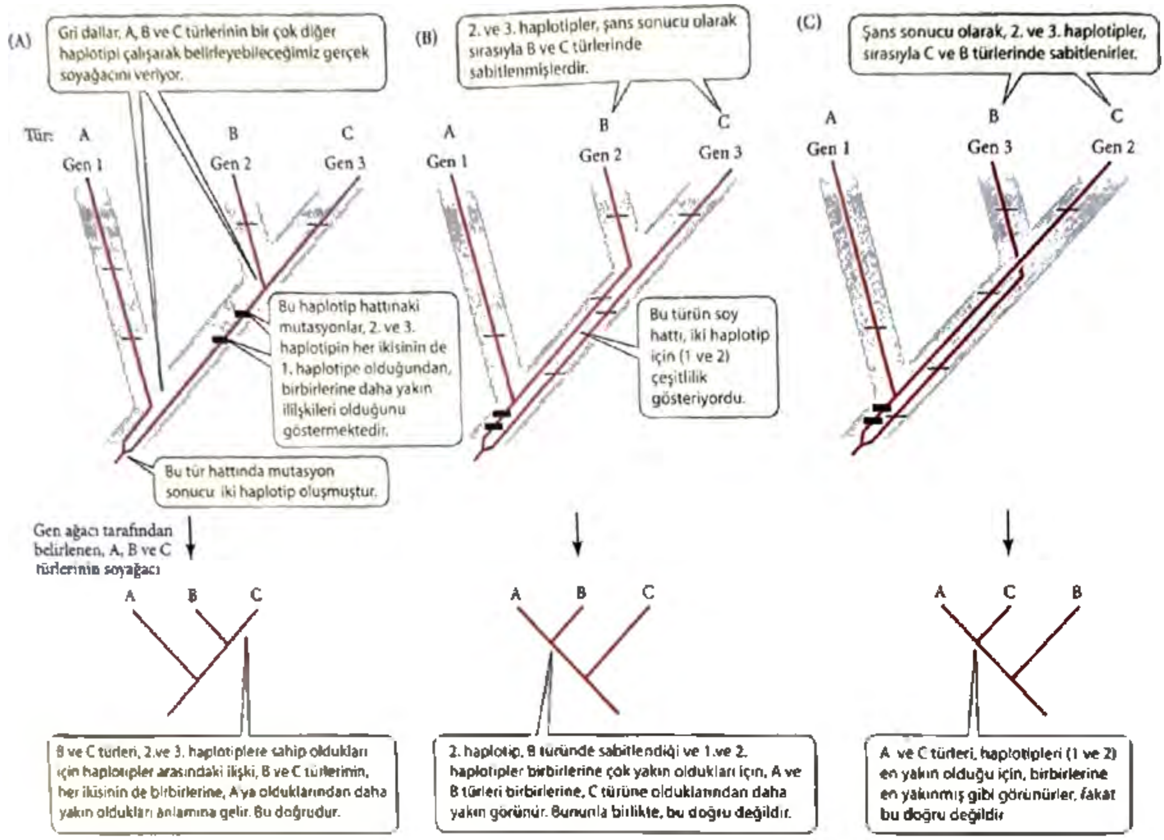
5. *Doğru olarak kestirilmiş gen ağacı, yanlış tür filogenisi anlamına gelebilir.* Bu karşılanması güç bir kavramdır, fakat bazı önemli sonuçlara sahiptir. (Bölüm 11 ve 16'ya bkz.). İki ardışık çatallanmanın ilk olarak tür A'ya ve sonra tür B ve C'ye yol açtığını düşünelim. Şimdi varsayalımki tür A, B ve C 'yi doğuran atasal tür çalıştığımız genin iki haplotipine sahiptir, yani polimorfiktir. Eğer, yalnızca şans sonucu haplotip 1 tür A'da SABİTLENİRSE (Diğer bir deyişle, genetik sürüklenmeyle diğer haplotip bu türde kaybolursa; Bölüm 10'da bunun nasıl oldu-



Şekil 2.16 Dizi evrim hızlarında fark gösteren genler, filogenetik analiz için yararlılıklarında farklı olabilirler. Kloroplast genleri, *ndhF* ve *rbcL2*'ye dayanan kestirimler, domates (*Lycopersicon*), biber (*Capsicum*) ve tütün (Nicotiana) ile birlikte, Solanacae'nin çeşitli cinsleri için gösterilmektedir. *ndhF* geni, *rbcL2*'den daha hızlı evrimleşmiştir. Politomiler (ardarda gelen ikili dallanmalar yerine, aynı çatallanma noktasından çıkan çoklu dallar), bir çok genç cinsin ilişkileri konusunda bilgi sağlamak açısından *rbcL2* geninin başarısız olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte, daha hızlı evrimleşen genden farklı olarak *rbcL2*, *Salpiglossis*, *Petunia* ve *Petunia*'nın kardeş grubunun daha eski ayrılmaları için bilgi sağlamaktadır. (Olmstead ve Sweere 1994 den.)

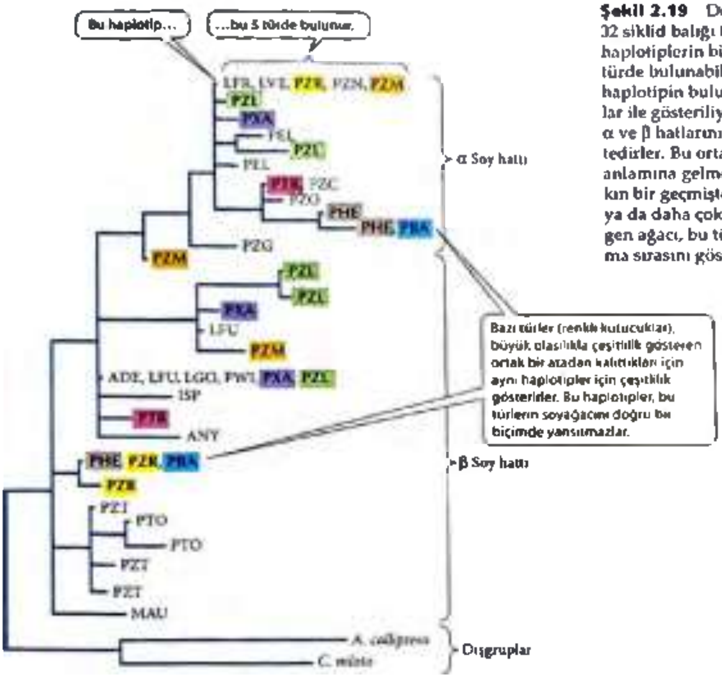


Şekil 2.17 Hızlı evrimsel yayılım. Taksonlar W, X, ve Y arasındaki ilişkiler belirlenemez, çünkü hepsi çok kısa bir süre içinde ayrıldılar. Öyleki, çok az sayıda ya da hiçbir paylaşılan özellik durumu, bu taksonların herhangi bir alt grubunun ortak atasında evrimleşmiştir.



Şekil 2.18 Bir gen ağacı (kırmızı çizgiler), genlerin örneklendiği (dış zarflar) türlerin filogenisini yansıtabilir ya da yansıtmayabilir. Tür A, B ve C, iki ardışık çatallanma olayı sonucu ortaya çıkmıştır. (A) Diğer verilerden çıkarsayabileceğimiz gerçek filogeni. 2. ve 3. haplotipler, iki paylaşılan baz çifti yerleştirmesinin (kalın çentikler) gösterdiği gibi monofiletik bir grup oluşturuyor ve gen ağacı tarafından belirtilen tür filogenisi, türlerin gerçek filogenisiyle aynıdır. İnce çentikler ise üç haplotipi birbirinden ayıran diğer mutasyonları gösteriyor. (B) 1. ve 2. haplotipler monofiletik bir grup oluşturuyor ve bu da, yanlış olarak A ve B türlerinin kardeş türler olduğu anlamına geliyor. Bunun nedeni, A ve B türlerinin ortak atasının, iki gen hattı (2 ve 3) için çeşitliliğe sahip olmasıydı. kardeş türler B ve C'de sabitlenmiş olan gen hatları, kardeş hatlar değildir. (C) B ve C türlerinin ortak atası, yine gen hatları 2 ve 3 için çeşitlilik göstermektedir, fakat bu genlerin sabitlenmesi, Şekil 2.18B'dekinin tersidir. Gen ağacı, A ve C türlerinin yanıltıcı bir şekilde en yakın akraba oldukları anlamına gelmektedir.

ğunu göreceğiz) ve haplotip 2, B ve C'nin ortak atasında sabitlenirse, gen ağacı türlerin filogenisini yansıtacaktır (Şekil 2.18A). Fakat haplotiplerin, farklılaşan türlere bu şekilde ayrılması olmazsa ve B ve C'nin ortak atası da polimorfik ise (diğer bir deyişle, gen hatları tamamen ayrılamıyorsa), o durumda üç türde haplotipler şans sonucu öyle sabitlenebilir ki en yakın akraba türler aynı haplotipleri kalıtmazlar (Şekil 2.18B, C). Bu haplotiplere dayanan bir filogeni, bundan dolayı, türler arasındaki ilişkileri yanlış yansıtacaktır. Şekil 2.19 gerçek bir örnek vermektedir; çeşitli cichlid balığı türlerinin herbiri mitokondriyal DNA haplotipleriyle ilgili bir gen ağacının çeşitli konumlarında yer almaktadır. Bu da her türün, diğer türlerle ortak atasından çeşitli gen hatları kalıttığını gösterir.

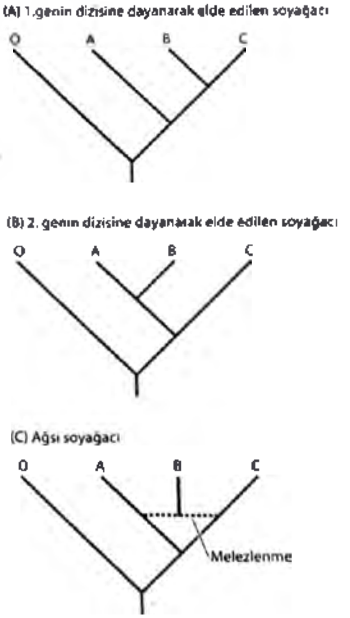


Şekil 2.19 Doğu Afrika'daki Malawi gölünden 32 siklid balığı türünün örneklerinde mitokondriyal haplotiplerin bir gen ağacı. Her dal, bir ya da daha çok türde bulunabilen bir haplotipi gösteriyor; belli bir haplotipin bulunduğu farklı türler, üç harflik kısaltmalar ile gösteriliyor. Üç harfli etiketleri renkli olan türler, α ve β hatlarının her ikisinde de çeşitlilik göstermektedirler. Bu ortak atalarının da çeşitliliğe sahip olduğu anlamına gelmektedir. Bir çok tür, bu türlerin çok yakın bir geçmişte ortaya çıktıkları anlamına gelebilen bir ya da daha çok haplotipi paylaşmaktadır. Kuşkusuz, gen ağacı, bu türlerin ortaya çıkışı sırasındaki dallanma sırasını göstermez. (Moran ve Kornfield 1993'den.)

Melezlenme ve Yatay Gen Aktarımı

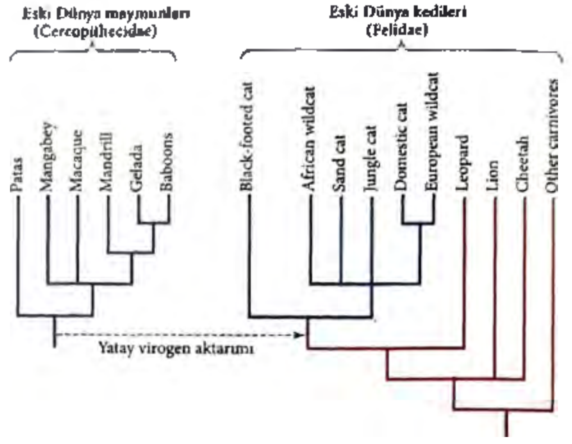
Bir çok bitki türü ve az sayıda hayvan türü, iki atasal türün MELEZLENMESİYLE (toplumlar arası üreme yoluyla) ortaya çıkmıştır Böyle durumlarda, filogeninin bir kısmı, dallanma yerine bir ağ şeklinde olacaktır ve melez toplumdaki bazı genler, iki ayrı türe ait soy hattından birine yakın akraba olacaktır (Şekil 2.20). Diğer bir deyişle, farklı genlere dayanan tür filogenileri farklı olacaktır (birbirine uymayacaktır). Bu nedenle, böyle bir uyumsuzluk, başka nedenlerle de ortaya çıkabilmesine karşın, **ağsı evrim** de denilen melezlenme yoluyla evrim için geçici kanıt sağlayabilir.

Genomun çoğunu kapsayan melezlenmenin tersine, yatay (yan) gen aktarımı, genellikle bir türün bir kaç genini başka bir türün genomuna ekler. (Bu terimler, anababadan döllerine olağan "dikey" gen aktarımının karşıtıdır.) Örneğin, belirli bir "virogen", yalnız eski dünya maymunlarında ve çok yakın akraba kedi türlerinde bulundu. Bu gen, bu kedilerin diğer kedilere olduğundan maymunlara daha yakın olduğu anlamına gelir. Bu da diğer genlerle hesaplanan filogeniyle açıkça uyumsuzluk gösterir (Şekil 2.21). Bu gen, maymunlardan kedilere bir virus tarafından taşınmış olabilir. Ölü hücrelerden salınan çıplak DNA'nın alımı ya da köprüleşme yoluyla, uzak akraba türler arasında genlerin, faj tara-



Şekil 2.20 Melezleşme ve ağsı evrim. (A, B) İki farklı genin dizilerine dayanan, A, B ve C türleri ve dışgrup O için çıkarsanan filogeniler. (C) 1. ve 2. filogeniler arasındaki uyuşmazlık, B türünün, A ve C türlerinin melezlenmesi sonucu ortaya çıktığını ve bu taksonun geçmişinin ağsı evrim ile tanımlanabileceğini akla getiriyor.

Şekil 2.21 Bazı Eski Dünya maymunları ve kedilerin (Felidae) soy ağaçları. Hem maymunlar, hem de bir grup kedi türünün her ikisinde de (mavi dallar) öylesine benzer bir virüs geni bulunmaktadır ki bu maymunların atasından küçük kedilerin atasına yatay virus geni aktarımı, en akla yakın yorumdur.



fından taşındığı yatay gen aktarımı bakterilerin evriminde çok önemlidir (Ochman vd. 2000). Filogenetik uyumsuzluk ve çeşitli yollardan elde edilen diğer kanıtlar, yatay gen aktarımının çeşitli bakterilere, antibiyotik direnci, konak canlılara saldırma ve hastalığa neden olma yeteneği, sıcak su kaynakları gibi aşırı çevre koşullarına uyum gibi özellikler sağladığını göstermiştir.

Özet

1. Bir filogeni, türlerin ya da diğer taksonların ortak atalarından ardışık olarak kök aldığı sürecin tarihidir. Her dalın çıktığı noktanın, atasal türün iki soy hattına bölünmesini temsil ettiği filogenetik bir ağaç olarak gösterilebilir. Yakın akraba türler, uzak akraba olan türlere göre daha yakın geçmişte yaşamış atalara sahiptirler. Belirli bir ortak atadan türeyen bir grup tür, monofiletik bir gruptur; filogenetik bir ağaç, iç içe geçmiş monofiletik gruplarla tanımlanır. Taksonların özelliklerinden hesaplanan filogenetik ağaçlar evrimsel ilişkileri temsil eder ve evrimin bir çok yanının analizi için bir çerçeve sağlar.
2. Canlılar arasındaki genel benzerlik, filogenetik ilişkilerin en iyi göstergesi değildir. İki tür birbirine, üçüncü bir tür farklılaşırken atasal özellik durumlarını korudukları için, iki türde de bağımsız olarak benzer özellik durumları (homoplasi) evrimleştiği için, ya da ortak atalarında evrimleşen türemiş özellik durumlarını paylaştıkları için üçüncü bir türden daha yakın olabilir. Yalnız eşsiz olan türemiş karakter durumları filogenetik ilişkinin kanıtıdır. O nedenle monofiletik bir grup, grup üyelerinin paylaştığı eşsiz olarak türemiş karakter durumlarıyla belirlenir.
3. Filogenetik ilişkiler, soy hatlarında farklı evrim hızlarıyla ve homoplasiyle karartılabilir. Bu yanıltıcı özelliklere karşı filogenetik ilişkileri belirlemek için çeşitli yöntemler kullanılır. En yalının yeğlenmesi yöntemi sık sık kullanılan bir yöntemdir. Buna göre filogeninin en doğru kestirimi, türler arasındaki farkları açıklamak için en az sayıda değişikliği varsaymamızı gerektiren ağaçtır. Diğer yöntemler bazen daha güvenilirdir.
4. Filogenetik bir ağaç, evrimsel ilişkiler hakkında bir açıklamadır ve bütün bilimsel açıklamalar gibi bir hipotezdir. Farklı özellikler gibi yeni veriler desteklediği zaman bu hipotezlerin geçerliliğine güvenimiz artar. Bir çok takson arasındaki filogenetik ilişkiler hakkında belirsizlikler sürmekle birlikte bir çok iyi desteklenen filogeni de vardır.
5. Hem morfolojik hem de moleküler veriler filogenetik analizlerde kullanılır. DNA dizilerinin evrim hızları oldukça sabittir (moleküler bir saate neden olur), öyle ki farklı soy hatlarındaki diziler kabaca sabit bir hızla farklılaşır. Dizi evriminin mutlak hızı, eğer bazı soy hatlarının taşılları biliniyorsa ayarlanabilir. Bu hız daha sonra, diğer taksonların kökenleri gibi bazı evrimsel olayların mutlak tarihlerini kestirmede kullanılabilir.

6. Evrimsel süreçler filogenetik ilişkilerin belirlenmesini güçleştirebilir. Örneğin, DNA dizisinin aynı konumundaki ardışık baz çifti değişimlerinde olduğu gibi paylaşılan türemiş özellik durumları sonra devam eden evrim tarafından silinebilir. Eğer, kısa bir süre içinde ortak bir atadan çok sayıda soy hattı çıkmışsa, aralarındaki ilişkiler çözülmemiş olabilir, çünkü ardışık çatallanma olayları arasında paylaşılan özellik durumlarının evrimi için yeterli zaman yoktur. Farklı türlerden genlerin (DNA dizileri) doğru olarak hesaplanan bir filogenisi türlerin kendi filogenilerinden farklı olabilir. Yeterli miktardaki veriyle, bu güçlükler aşılabilir.
7. Eğer bazı türler değişik ortak atasal türlerin melezlenmesiyle ortaya çıktıysa ya da farklı soy hatları arasında bazı genlerin yatay gen aktarımı gerçekleştiyse, bir filogeni yalnız dallanma deseninden daha fazlasını dikkate almalıdır. Eğer farklı genler farklı şekilde çatallanan filogeniler veriyorsa, böyle olaylardan kuşkulanabiliriz.

Terimler ve Kavramlar

ağsı evrim
atasal ("ilkel") özellik
benzeşiklik
benzeştirici
bir genin diğerinin yerini alması
düğüm
en yalının yeğlenmesi
evrimsel geri dönüş
farklılaştırıcı evrim
filogenetik ağaç
filogeni
gen ağacı (gen soy ağacı)
haplotip (baz çifti ya da amino asit)
homoplasi
içgrup
kardeş grup
moleküler saat
monofiletik grup
ortak ata
özellik
özellik durumu
sinapomorfi
takson
taksonomik kategori
türemiş özellik durumu
türemiş("ileri") özellik
yatay gen taşınımı
yüksek takson

İleri Okuma Önerileri

Moleküler veriler kullanan filogenetik yöntemlere bir giriş G. B. Hall tarafından *Phylogenetic trees made easy: A how-to manual for molecular biologists* (second edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA. 2004)'da verilmektedir. Bu kitap ağaç kurmada yaygın olarak kullanılan D. Swofford'un *PAUP* yazılımının deneme sürümünü de içerir. Alandaki bir önder tarafından filogenetik analizlerin derin bir şekilde işlenmesi için J. Felsenstein'in *Inferring phylogenies* (Sinauer Associates, Sunderland; MA, 2004)'e bkz.

W. P. Maddison ve D. R. Maddison'un *MacClade sürüm* 3.0 (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1992)'de verilerden filogenileri, özellikle, taksonlar arasındaki çeşitliliğin örüntülerinden özelliklerin evrimsel geçmişini kestirmek için bir bilgisayar programları paketi verilmektedir. Bu bilgisayar paketi ile gelen, ayrı olarak da bulunabilen bir kılavuz, filogenetik analizlerin ilke, yöntem ve kullanımlarına anlaşılır bir giriş sağlamaktadır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Bir çok özellik nedeniyle, tür 1, 2, ve 3'ün birbirlerine tür 4'e (dışgrup) olduklarından daha yakın olduklarını düşünelim. Bir genin dizilimini elde ediyoruz ve dört tür arasında farklılık gösteren 10 nükleotit konumu buluyoruz. Bu konumlardaki nükleotid bazları:

   (tür 1) GCTGATGAGT; (tür 2) ATCAATGAGT;
   (tür 3) GTTGCAACGT; (tür 4) GTCAATGACA

   Bu taksonların filogenisini, tür 1, 2 ve 3 için üç olası filogeni üzerinde değişimleri çizerek kestirin ve en az evrimsel değişim gerektiren ağacı belirleyin.
2. DNA dizisindeki farklılıkların birçoğunun uyarlanmayla ilgili olmadığı konusunda kanıtlar vardır. DNA ve morfolojideki türler arası diğer farklılıkların her ikisi de uyarlanımsaldır. (Bölüm 12 ve 19'da göreceğimiz gibi). Uyarlanmayla ilgili olan ve olmayan çeşitlilik arasında filogenetik çıkarımlar açısından fark var mıdır? Bir özelliğin uyarlan-

ma ile ilgili işlevi hakkındaki bilgi, taksonlar arasındaki ilişkileri belirlemek için kanıt sağlar mı? Bu sizin bu soruyla ilgili kararınızı nasıl etkiler?

3. İki farklı genin, bir grup tür arasında farklı filogenetik ilişkiler anlamına gelmesi mümkündür. Bunun olası nedenleri nedir? Bu türlerin oluşumunun yalnız bir gerçek tarihi varsa, hangi genin bu geçmişi doğru olarak yansıttığına karar vermek için ne yapabiliriz. Türlerin farklılaşmasının yalnız bir geçmişi olsa bile, her iki filogenetik ağacın da doğru olması mümkün müdür?
4. Neden hızlı evrimleşen DNA dizilerinin, yalnız oldukça yakın ortak atalardan evrimleşen taksonlar arasındaki ilişkileri belirlemede yararlı olduğunu ve neden yavaş evrimleşen dizilerin, çok uzun süre önce ayrılmış olan taksonlar arasındaki ilişkileri çözmede yararlı olduğunu açıklayınız.
5. Soru 4.te dile getirilen ilkeyi göz önünde tutarak, çeşitli türlerin her birinden belirli bir genin nükleotit dizisini belirlediğimizi düşünelim. (Tartışmanın yararı için, bu türler, at, koyun, zürafa, kanguru ve insanı içine alsın.) Bu genin, bu hayvanlar arasındaki ilişkileri kestirmede yararlı olacak bir hızda evrimleşip evrimleşmediğini nasıl söyleyebilirdiniz?
6. Soru 5'te kullandığınız nükleotit dizilerinin bazı soy hatlarında, diğerlerine göre çok hızlı evrimleştiğini varsayalım. Bu filogeninin kestirimini etkileyebilir miydi? Nasıl? Soy hatları arasında dizi hızlarının evrimi açısından gerçekten büyük bir fark olup olmadığını söyleyebilmek için herhangi bir yol var mıdır?
7. Eğer bir biyolog, aynı verileri analiz etmek için farklı yöntemlerin (diyelim ki, en yalınının yeğlenmesi ya da en yüksek olasılık yöntemi) belirli taksonlar arasındaki ilişkilerin farklı kestirimlerini sağladığını farkederse ne yapmalıdır? Eğer farklı analiz yöntemleri aynı kestirimi verirse, fakat kestirim, iki farklı gen dizisine göre değişirse ne yapmalıdır? (Yanıtlarınız, en yüksek olasılık yönteminin nasıl çalıştığını bilmenize bağlı değildir.)
8. Önceki soruda tanımlanan ikilemler hiç yaşanır mı? İlginizi çeken bir canlı grubunu seçin, bu grup üzerinde yakın zamanda yapılmış filogenetik çalışmalar bulun, böyle sorunlarla karşılaşılıp karşılaşılmadığını görün. (çeşitli kaynak-arama motorlarında "filogeni" ve "[takson adı, örneğin, geyik]" gibi anahtar sözcükler kullanabilirsiniz.)

3 Evrim Modelleri

Sistematikçiler canlıları sınıflandırmak için onların özelliklerini karşılaştırmaktadır. Evrim hakkında bildiklerimizin önemli bir kısmını bu karşılaştırmalar sağlamaktadır. Özellikle, bir önceki bölümde tanıtılan filogenetik yöntemlerle birlikte kullanıldığında, bu tür karşılaştırmalar çeşitli canlıların evrimsel geçmişlerini anlamak için vazgeçilmez esaslar olmakta ve bu şekildeki evrimsel geçmişler genellikle başlı başına ilgi çekmektedir. Çeşitli kuşlar, bitkiler ya da mantarlar arasındaki filogenetik ilişkiler, bu canlılara ilgi duyan ve bilgi sahibi olan bir kişiyi hayran bıraktırır— ve ayrıca kendi kökenimimizin geriye doğru iki milyar yıl kadar izlenmesi, hayal gücümüzü kışkırtacaktır (bkz. Şekil 1).

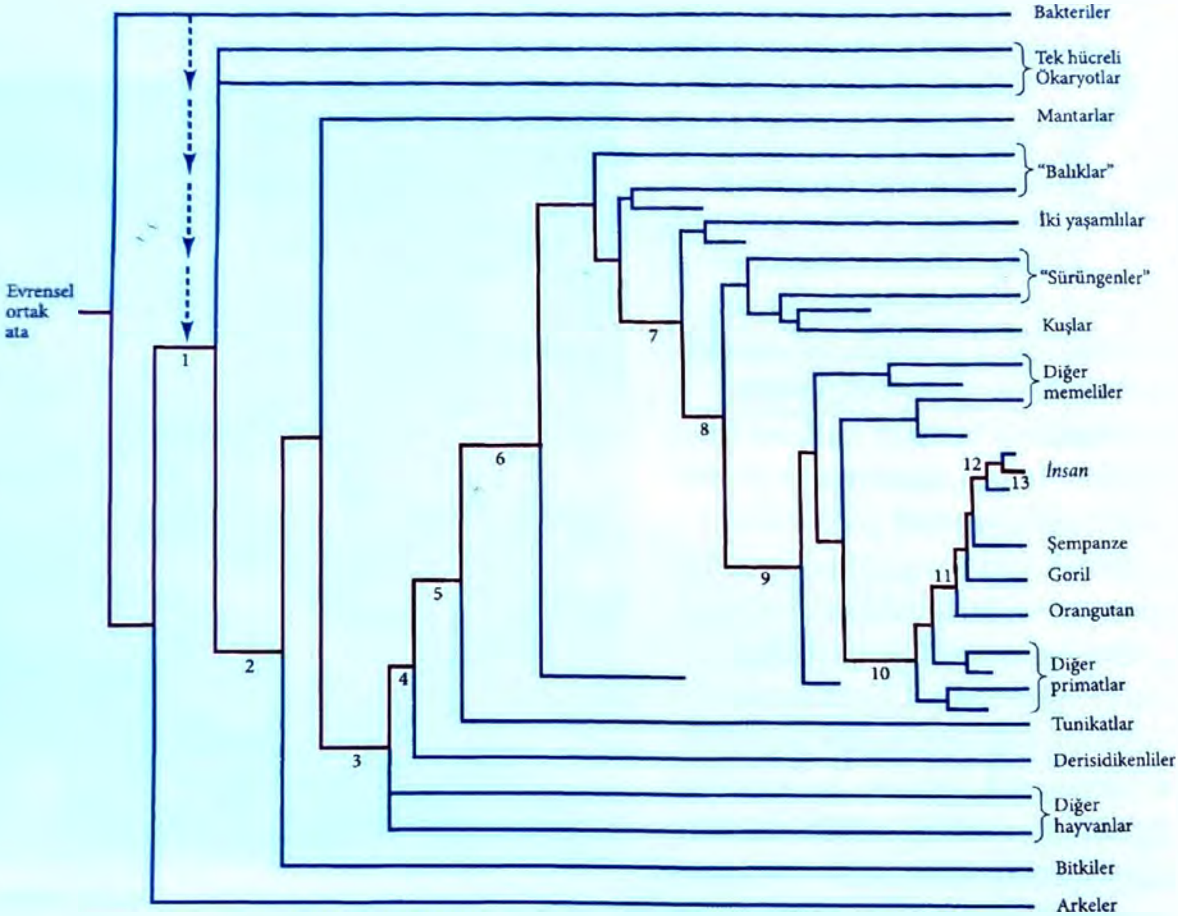


Kurak ortama farklı uyarlanmalar. California'daki bir çöle, bitkilerin uyarlanımı; su depolayan dolgun, yapraksız gövde oluşumu; aşırı ısıyı, ışığı yansıtarak düşüren yoğun bir gövde; küçük yapraklar; az miktardaki yağmur suyunu tutmaya yarayan genişçe yayılmış kökler ve mevsimsel çiçeklenmeyi içermektedir. Bu uyarlanımlardan her biri uzak akraba olan çok sayıda bitkide ayrı ayrı evrimleşmiştir.

Filogeni, taksonlar arasındaki dallanma ilişkisinden daha fazlasını vermektedir. Filogeniler taşıl kalıntısı yokluğunda bile canlıların özelliklerindeki değişimlerin geçmişlerini oldukça yüksek bir doğrulukla verebilmektedir. Aslında, filogeniler taşıl kalıntısı az bırakan ya da hiç bırakmayan özelliklerin (DNA dizileri, biyokimyasal yollar, davranışlar vb.) evrimsel geçmişlerini anlamanın tek yoludur. Filogenetik ve sistematik çalışmalar geçmişte şu kavramlarda meydana gelen değişiklikleri anlamamızı sağlar: genler, genomlar, biyokimyasal ve fizyolojik özellikler,

gelişim ve morfoloji, canlıların geçmişi ve davranışları ile buna bağlı olarak jeocoğrafik dağılımdaki değişimler, habitat ilişkileri, ve değişik türler arasındaki ekolojik ilişkiler. Şekil 3.1 bizim kendi atalarımızın kazanmış oldukları, iskelet, amniyon, iç kulak kemiği, çift gözle görme ve iki ayak üstünde yürüme gibi önemli özellikleri kazanma sırasını göstermektedir. Çok sayıdaki farklı canlıda bu tür değişikliklerden bizim vardığımız sonuç, **evrim modelleri** ya da ortak temaların bulunmasının mümkün olabileceğidir.

Canlılar çok çeşitli olduklarından dolayı, biyolojide, fizikteki gibi evrensel geçerliliği olan birkaç yasa vardır (Mayr 2004). Bununla birlikte, ne tür evrimsel değişikliklerin yaygın olduğu hakkında genellemeler yapabilmekteyiz ve böyle genel ifadeler geliştirmek bilimin en önemli görevlerinden biridir. Başka bir deyişle, değişimin genel kalıplarını açıklamak evrimsel biyoloji için en önemli olaydır. Örneğin, genom büyüklüklerinin—DNA miktarı—farklı canlılarda çok değiştiğini



1. Ökaryotların kökeni: Simbiyotik bir bakteri mitokondriye dönüşmüştür.
2. Çok hücrelilik evrimleşmiştir: Hücre ve doku farklılaşması.
3. Hayvanlar: İç sindirim sistemi, kaslar
4. Deuterostomes: Embriyonik blastopor anüse dönüşmüştür.
5. Kordatalılar: Notokord; sırt sinir kordu.
6. Omurgalılar: Kemikten iskelet.
7. Tetrapodlar: Bacaklar.
8. Amniotlar: Amniotik yumurta; diğer su tutan özellikler.
9. Memeliler: Özel çene eklemleri; orta kulak kemiği; süt.
10. Primatlar: İki gözle görme; ağaççıl yaşam
11. İnsansı maymunlar: Kuyruk kaybı.
12. Homoninlerde iki ayak üstünde durma evrimleşmiştir.
13. *Homo sapiens*'ler Afrika'dan yayılmışlardır.

Şekil 3.1 Yaşam ağacı bağlamında, bütün yaşamın ortak atasından *Homo sapiens*'e giden evrimsel yolun izlenmesi. Bazı önemli olaylar burada filogenetik ağaca haritalanmış özellik değişiklikleri olarak gösterilmiştir. Bu tür evrimsel geçmişler gerçekten de çok ilgi çekicidir.

bilmekteyiz. Genom büyüklüğünü açıklamak için yapılan bir araştırmada, çok sayıda canlı grubunda genom büyüklüğünün evrimsel süreçle arttığının gösterilmesi, birinin diğerinden daha büyük bir genoma sahip olduğunu göstermekten daha ilginç (ve belki daha da kolay) gelebilecektir.

Böylece, filogenetik ve karşılaştırmalı çalışmalar evrimi her yönüyle anlamamız için bilgi sunmakta ve genellikle evrimin mekanizmasını anlamamıza yardım etmektedir (Futuyma 2004). Morfolojik ve diğer özelliklere canlı seviyesinde yoğunlaşmış olan, sistematik ve filogenetik analizlerin uzun geçmişlerinden doğmuş en önemli evrim kalıplarından birkaçı, bu bölümde açıklanacaktır. Gelecek bölümlerde, genomların ve davranışların evrimi gibi diğer başlıklara filogenetik yaklaşımları açıklayacağız.

Evrimsel Geçmiş ve Sınıflandırma

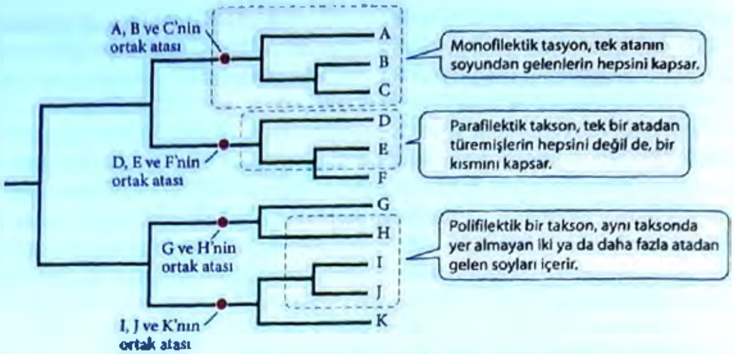
Darwin'in ortak atadan değişim yoluyla türeme hipotezi canlıların sınıflandırılması için bilimsel bir temel oluşturmuştur, çünkü bu hipotez türler arası benzerlikleri gerçek evrimsel sürecin bir sonucu olarak açıklamıştır. Bundan dolayı çoğu sistematikçi sınıflandırmanın evrimi yansıtması gerektiği fikrini benimsemektedir. Evrim ve biyolojik çeşitlilik modellerinin hemen hemen her tartışmasında sınıflandırmayı kullanmak gerekmektedir, çünkü kordalılar, omurgalılar, memeliler ve *Homo* gibi isimlendirilmiş taksonlara atıf yapmaktayız. Öyleyse, sınıflandırma için evrimi yansıtmak ne anlama geliyor? Ve yansıtıyor mu?

Evrim iki temel özelliğe sahiptir: Bunlar, **kladogenez** (Yunanca *clados* "dal") olarak adlandırılan bir soyun kendinden türemiş iki ya da daha fazla alt dallanma ile gösterilmesi ve **anagenez** (Yunanca *ana* yönlendirilmiş değişiklik) olarak adlandırılan, her bir türemiş canlıdaki değişik özelliklerde meydana gelmiş evrimsel değişiklikleri gösterme özelliğidir. Bazı evrimsel değişiklikler özellikle ilgi çekicidir ve uyarlanma (adaptasyon) yönünden önemlidir, örneğin kuşkanadının dinozor ön üyelerinden evrimleşmesi gibi. Çok sayıdaki geleneksel sınıflandırma oluşumunda hem anagenez ve hem de kladogenez kullanılmıştır. Örneğin, kuşlar, kanatlarından ve diğer uçma ile ilgili uyarlanmalarından dolayı diğer amniyot omurgalılarından farklı bir sınıfa (Aves) konulmuştur. Diğer yandan, insanlar iri beyinleri, dik duruşları ve egosentrik özelliklerinden dolayı diğer primatlardan daha farklı bir familyaya (Hominidae) konulmuştur. Fakat bir sınıflandırmada hem anagenezi hem de kladogenezi ifade etmek zor olabilmektedir. Örneğin Şekil 2.9B'de hominoid filogenisine bakıldığında, insanların iri maymunların bulunduğu familyadan farklı bir familyaya konulması, onların iri beyinlerinin ve diğer bazı özelliklerinin farklılıklarının bir yansımasıdır. Fakat bu, insanın şempanzelere, gorillerin olduğundan çok daha yakın olduğu gerçeğini karartmaktadır.

Filogenetik ilişkiler temelinde, bir takson (isimlendirilmiş bir canlı grubu) monofiletik, polifiletik ya da parafiletik olabilmektedir (Şekil 3.2). **Monofiletik** takson, daha önce de açıklandığı gibi, aynı ortak atadan türemiş bütün canlıları kapsamaktadır. Örneğin, kuşların (Aves), böceklerin (Coleoptera) ve çiçekli bitkilerin (Angiospermae) monofiletik gruplar olduklarına inanılmaktadır. Bir **polifiletik** takson, diğer taksonlarda bulunan türlere daha yakın olan birbiri ile ilişkisiz soyları kapsamaktadır; modern taksonomistler, polifiletik taksonları uygun olmayan sınıflandırmalar olarak görmektedir. Örneğin, balinalar ile balıkları kapsayan bir takson bir polifiletik takson olabilir, çünkü balinaların türediği atalar (ilk tetrapod, ilk memeli gibi) balıkların atalarından farklıdır (bkz. Şekil 2.6). **Parafiletik** takson monofiletik bir takson olup, tek istisnası ortak atadan türemiş nesillerden bazılarının diğer taksonlara konulmasıdır.

Parafiletik taksonlar genellikle farklı adaptasyonlarını vurgulamak için, diğer bir taksona konulan türlerden yoksundur. Örneğin, orangutanları, gorilleri ve şempanzeleri kapsayan geleneksel Pongidae familyası parafiletiktir, çünkü şempanzelerin en yakın akrabası olan insanlar Pongidae yerine Hominidae familyasına konulmaktadır. Yine, farklı uçma adaptasyonu geçiren kuşlar Aves sınıfına dahil edilirken, dinozorlar ve timsahlar Sürüngenler sınıfına dahil edilirlerse, o zaman "Sürüngenler" parafiletik olur. Bazen geleneksel gruplardan bahsederken, örneğin

Şekil 3.2 Monofiletik, parafiletik ve polifiletik gruplar. Modern taksonomide parafiletik ve polifiletik sınıflandırmanın uygun olmadığını düşünen çoğu sistematikçi, monofiletik sınıflandırmayı tercih etmektedir.



"Reptiller" (sürüngenler) de olduğu gibi ismi çift tırnak arasına almak, onun modern sınıflandırma anlamı taşımadığını göstermek için gereklidir.

Sistematikçiler, Willi Hennig tarafından önerilen, bütün taksonlar monofiletik olmalı ve dolayısı ile ortak tek bir atayı yansıtmalı görüşünü giderek artan bir şekilde benimsemektedir. Hennig ve onu izleyenler "Pongidae" ve "Reptilia" gibi parafiletik taksonları bütünü ile kaldırmayı önermişlerdir. Hennig, evrimsel geçmişin dallanma kalıplarını bulmak için bir yöntem geliştirerek (bkz. Şekil 2.4) ve sınıflandırma kriterleri hakkındaki önerilerini kaleme alarak sınıflandırma bilimini önemli derecede etkilemiştir. Birbirinden farklı bu iki öneri beraberce **kladistik** olarak bilinmektedir. Kladistik yöntemlerle yapılandırılan dallanma diyagramları bazen **kladogram** olarak ve monofiletik gruplar da **dal** (klad) olarak adlandırılmaktadır.

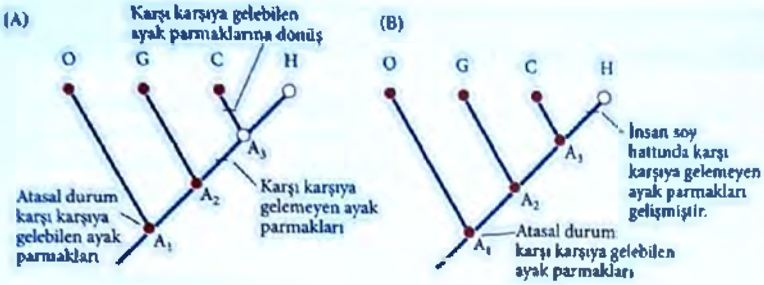
Filogeni hakkında doğru (gerçek) bir öngörüye sahip olsak bile, sınıflandırmanın bazı yönleri hala zordur. Örneğin, evrimin erken evrelerinde yok olmuş türlerin bir grubu (**ana grup** olarak adlandırılabilirler, memeli-benzeri sürüngenler, Therapsida gibi) kazanılmış farklı özelliklere sahip ileri bir grubu (**türemiş grup** olarak adlandırılırlar, memeliler gibi) verebilmektedir. Ana grubu tanımlarken, türemiş grubu dışarıda bırakan herhangi bir tanımlama, sınıflandırmada yetersiz bir terim olan parafiletik taksonu işaret edecektir. Buna diğer bir örnek, bir türemiş grup olan kuşlar (genellikle Aves sınıfına konulurlar), bir ana grup olan dinozor takımı Theropoda'dan evrimleşmiştir (bkz. Şekil 4.9).

Bununla birlikte, monofiletik bir grubun üyelerinin birkaç taksona AYRILMASI ya da bütün üyelerin tek bir taksonda BIRLEŞTIRILMESI kararı oldukça keyfi olabilmektedir. Örneğin, Şekil 2.9'da verilen filogenide, orangutanlar bir aileye (Pongidae) ve goriller, şempanzeler ve insan bir aileye (Hominidae) konularak monofiletik gruplar oluşturulabileceği gibi, hepsini tek bir aileye (Hominidae) koyarak da monofiletik grup oluşturmak mümkündür. Hepsini tek bir familyada toplayan sınıflandırma (Şekil 2.9B'de gösterilen) daha çok kabul görmektedir. İnsanları ve insansı maymunları kapsayan tek bir ailede, Homininae altailesi Afrika maymunlarını ve insanları kapsamakta ve Hominini ailesi *Homo sapiens* ve çeşitli yok olmuş insan akraba türlerini (bunlar beraberce "hominins"dir) kapsayan bir dalı işaret etmektedir. Bazı yazarlar şempanzeleri ve bonoboları (*Pan* cinsi) Hominini'ye ilave etmektedir.

Özelliklerin Evrimsel Geçmişlerini Anlamak

Filogenetik bilgiyi kullanmanın en önemli yollarından biri, filogenide özellik durumlarını "haritalayarak" ilginç özelliklerin geçirmiş olduğu evrimsel değişiklikleri yeniden oluşturmak ve her bir ortak atadaki durumu en yalının yeğlenmesi kurallarını kullanarak anlamaktır (bkz. Bölüm 2). Yani, o özelliklerin gösterdiği ataları, bağımsız delil yokluğundaki durumlar için, en düşük eş gelişim (homoplasi) gösteren evrimsel değişiklikler olarak kabul etmek durumundayız. Bu yöntem bize özelliklerdeki değişikliklerin ne zaman (örneğin filogeninin hangi dalında ya da segmentinde) olduklarını göstermekle kalmamakta, onların geçmişlerini izleyebilmemiz konusunda da fikir vermektedir.

Örneğin, insanlar diğer parmaklarla karşı karşıya gelemeyen ayak başparmağına sahipken, orangutanlar, goriller ve şempanzeler el başparmaklarımız gibi di-



Şekil 3.3 Hominoidae (O, orangutan; G, goril; C, şempanze; H, insan)'da bir özellik (karşı karşıya gelebilen ve karşı karşıya getirilemeyen ayak parmakları) değişikliğinin olası iki evrimsel geçmişi. (A) eğer karşı karşıya getirilemeyen ayak parmakları (boş çemberler) A_3 (insanın ve şempanzenin ortak atası) için varsayılmış ise, iki durum değişikliği (çizgi ile işaretlenmiş) olduğu kabul edilmelidir. (B) eğer karşı karşıya getirilebilen ayak parmakları A_3 için varsayılmış ise, sadece bir değişiklik olduğu kabul edilmelidir. Bundan dolayı, insanın karşı karşıya getirilebilen ayak parmakları olan bir atadan türediğini kabul etmek en yalın sonuçtur.

ğer parmaklarla karşı karşıya gelebilen ayak başparmağına sahiptir. Şekil 3.3'de, mümkün olabilecek iki evrimsel geçmişi düşündük. Ortak atalar yakınlık derecelerine göre A_3, A_2 ve A_1 olarak adlandırılmışlardır. Eğer Şekil 3.3A'daki gibi A_1, A_2'in karşı karşıya gelebilen başparmakları olduğunu ve insan ile şempanzelerin yakın atası olan A_3'ün karşı karşıya gelemeyen başparmağı olduğunu kabul edersek, şempanzeleri atasal forma dönüştüren iki değişikliği açıklamak durumundayız. Fakat A_3'ün A_1 ve A_2 gibi karşı karşıya gelebilen ayak başparmağına sahip olduğunu eğer kabul edersek, o zaman sadece bir evrimsel değişikliği yani insanların karşı karşıya gelebilen başparmaktan bunu yapamayan başparmağa evrimleşmesini açıklama ihtiyacı duyarız. Bu daha yalın bir hipotez olur, dolayısı ile bizim en iyi kestirimimiz, insan ve şempanzelerin ortak atalarının karşı karşıya gelebilen başparmağa sahip olduğudur.

Bu, özellikle özelliklerle evrimini açıklamak için kullanılan mantığı gösteren oldukça basit bir örnektir. Daha ilginç ve zor durumlarla benzeştirici evrimde karşılaşılmaktadır. Örneğin, yılanlar ve caessilianlar (bir çeşit iki yaşayışlı, yüzeysel olarak toprak solucanlarını andırırlar) bacaksızdırlar. Şekil 2.10'daki omurgalılar filogenisi, her ikisinin de dört ayaklı (tetrapod) atalardan ayaksız duruma, birbirlerinden bağımsız olarak evrimleştiklerini göstermektedir.

Bu kitapta, filogenetik ağaçlardan evrimsel çıkarımın çok sayıda örneği ile karşılaşacağız. Bunlar moleküler evrim çalışmalarında (19. Bölümde göreceğimiz gibi) oldukça önem taşımakta ve deneysel olarak sentezlenmiş atasal proteinlerin amino asit dizilerini ve işlevlerini anlamak için kullanılmaktadır. Moleküler biyolog olan Nils Adey vd. (1994), *L1* olarak adlandırılan bir retrotranspozon ile böyle bir deney gerçekleştirmişlerdir. Memeli genomları, kendini çoğaltabilen ve genom üzerinde başka yerlere yerleşebilen virüs benzeri bu genetik elementlerin çok sayıda kopyasını taşımaktadır (Retroelemanlar ve diğer hareketli kalıtsal öğeler 8. Bölümde detaylı olarak açıklanacaktır). *L1* hareketli kalıtsal öğesi, RNA yazılım ürünlerini DNA kopyalarına yazmasını ve genoma yerleştirmesini sağlayan ters transkriptaz adı verilen bir enzimi kodlamaktadır. Yazılım, *A* olarak adlandırılan *L1*'deki üst-promotorda başlatılmaktadır, fakat farelerde bazı *L1* kopyaları, F olarak adlandırılan etkin olmayan promotorlara sahiptirler. *F* promotorun yaklaşık 200 baz çiftlik dizisi, kopyalar arasında değişiklik göstermektedir ve 6 milyon yıllık bir süreçte bazı mutasyonlar sonucu etkinliklerini yitirdikleri düşünülmektedir.

Adey vd. (1994) etkin olmayan *F* dizilerinin evrimleştiği atasal işlevsel promotoru yeniden oluşturmak üzere çalışmışlardır. 30 farklı *F* dizisinin filogenetik analizini ve en yalının yeğlenmesi ilkesini kullanarak atasal dizinin en iyi kestirimini oluşturmuşlardır. Daha sonra bu diziyi sentezlemişler ve onu bir "işaretletici gene" yapıştırmışlar, böylece gen'e yapıştırılmış promotorun yazılımı durumunda, protein ürün belirlenebilecektir. Bu rekombinant genler daha sonra doku kültürü ile fare hücrelerine aktarılmıştır. Deney genel anlamda başarılı olmuştur: sentetik promotorlu genin ürettiği protein miktarı, doğal olarak aktif olan *A* promotorun bağlandığı genin ürettiği proteine eşit olmuştur. Bu deney, inaktif *L1* kopyalarının işlevsel bir diziden evrimleştiği hipotezini desteklemiştir ve filogenetik analizlerin geçmişi yeniden oluşturmadaki gücünü göstermiştir.

KUTU 3A Evrimi Gösteren Kanıtlar

Sistematikçiler canlıları her zaman aralarındaki özelliklere göre sınıflandırmıştır. İlk sistematikçiler *Türlerin Orijini* adlı kitap yayınlanmadan önce bile, canlıların karşılaştırılmaları ile ilgili bir yığın bilgi biriktirmişlerdir. Bunların sunduğu bulgular, Darwin'in ortak atadan gelme teorisi ışığında birden anlam kazanmıştır; gerçekten de, Darwin bu bilgileri kanıt olarak alarak, kendisinin öne sürdüğü evrimin gerçekleştiğini düşünmüştür. Darwin'in zamanından beri karşılaştırmalı bilgilerin miktarı önemli oranda artmış ve bugün için bulgular sadece geleneksel morfoloji ve embriyolojiden değil, hücre biyolojisinden, biyokimyadan ve moleküler biyolojiden de gelmektedir.

Bütün bu bilgiler Darwin'in yaşayan canlılar ortak atalardan türemişlerdir şeklindeki hipotezi ile uyumludur. Gerçekten de sayısız miktardaki biyolojik gözlemin; türlerin tek tek olarak doğa üstü bir varlık tarafından yaratılması şeklindeki herhangi bir alternatif hipotez ile uyuşması çok zordur, eğer bu varlık keyfi bir biçimde sanki canlılar evrimleşme sonucu meydana gelmiş görüntüsü vermek istememişse. Sistematikçiler tarafından biriktirilen karşılaştırmalı bilgiler, evrimin tarihsel gerçekliğini gösteren birkaç evrim modeli tanımlamıştır ve bunlar ancak evrimin gerçekleşmesi durumunda anlam kazanmaktadır.

1. *Yaşamın hiyerarşik organizasyonu.* Linnaeus'dan önce, türleri sınıflandırmak için çok sayıda girişimde bulunulmuş, fakat bu ilk sistemler kabul görmemiştir. Örneğin bir yazar, türleri beş kısımlı karmaşık bir kategoriye sınıflandırmaya çalışmış—fakat canlılar basitçe söylemek gerekirse beş gruba yerleşememiştir. Bununla birlikte canlılar doğal bir şekilde, Linnaeus'un açıkladığı gruplardaki hiyerarşik grup sistemlerine yerleşmektedir. Dallanma ve ayrılmanın tarihsel mekanizması hiyerarşik düzen içine konulabilecek nesneleri verecektir, fakat ancak birkaç diğer mekanizma bunu yapabilecektir. Bundan dolayı, diller hiyerarşik bir yaklaşımla sınıflandırılabilir, fakat elementler ve mineraller sınıflandırılamaz.

2. *Homoloji.* İşlevdeki farklılığa rağmen yapıların benzerliği, canlıların özellikleri atasal canlıların özelliklerinin değişiminden doğmuştur hipotezini izlemektedir, fakat bunun akıllı tasarım hipotezi ile uyuşması zordur. Tasarım aynı kemiksi yapıların; primatların ellerinin iskeletini, bir köstebeğin kazıcı ön üyelerini, yarasaların, kuşların ve pterozor'un kanatlarını, penguenlerin ve balinaların yüzme kollarını oluşturduğu fikrini gerektirmez (Şekil 3.4). Önceden var olan yapıların değişimi, arıların ya da böceklerin iğnelerinin niçin değişime uğramış yumurta borusu olduğunu ve niçin sadece dişilerin sahip olduğunu açıklar (Tasarım bunu açıklamaz). Bütün proteinler "sola dönük" (L) amino asitlerden oluşmuştur, fakat "sağa dönük" (D) optik izomerleri de doğru bir şekilde çalışabilir, eğer protein sadece bunlardan oluşmuşsa. Fakat, bütün yaşayan varlıkların ataları bir kez (L) amino asitleri benimsedikten sonra, bunların dölleri bu durumu devam ettirmişlerdir; (D) amino asitlerini yeniden eklemek, İngiltere'de sağda ya da ABD'de solda araba kullanmak kadar zararlı olabilecektir. Benzer şekilde, nerdeyse evrensel olan genetik kod (bkz. Bölüm 8), ancak ortak bir atadan türemiş olmakla anlam kazanmaktadır.

3. *Embriyolojik benzerlikler.* Homolog özellikler gelişim sırasında ortaya çıkan bazı özellikleri kapsamaktadır; bununla birlikte, eğer bir canlının gelişimi atalarının gelişiminin bir değişimi değilse, bu durum gereksiz olabilmektedir. Örneğin, karınca yiyenlerin fetüslerinde diş dokusu çenede önce çıkmakta sonra kaybolmaktadır ve bazı karasal kurbağalar ve semenderler yumurtada tipik sucul larva özellikleri gösteren bir larva aşamasından geçmekte; fakat yumurtadan çıktıklarında kara yaşamı için hazır olmaktadırlar. Gelişimin erken evrelerinde, insan embriyoları, balık embriyolarının solungaç yarıklarına benzeyen bronş kesecikleri taşımaktadır.

4. *Körelen özellikler.* Canlıların adaptasyonu, uzun zamandır yaratılışçılar tarafından yaratanın üstün yeteneğinin bir kanıtı olarak gösterilmektedir; fakat her nedense

Sistematikteki Evrimsel Değişikliklerin Bazı Modelleri

Sistematikte önemli olan çok sayıdaki prensip ve model geçen yüzyıldaki sistematik çalışmalara dayanmaktadır. Gerçekten de, canlılar üzerinde yapılan sistematik çalışmalar evrim gerçeği için çok sayıda önemli kanıtlar sunmaktadır (A kutusu). Bu bölümde örnekleri geleneksel morfolojik karşılaştırmalar sonucu elde edilen bazı evrimsel modeller açıklanacaktır. Bu prensiplerin çoğu, ilerideki bölümlerde göreceğimiz gibi, biyokimyasal ve moleküler seviyede de gösterilecektir.

Canlıların çoğu özellikleri daha önce var olan özelliklerden farklılaşmıştır

Evrimdeki en önemli ilkelerden biri şöyledir *canlıların özellikleri hemen hemen her zaman daha önce yaşamış olan atalarının özelliklerinden evrimleşmiştir;* bunlar yoktan ya da cansızdan oluşmazlar. Kuşların, yarasaların ve pterodaktillerin (dinozorlar döneminde yaşamış uçan bir sürüngen) kanatları farklılaşmış ön üyelerdir (Şekil 3.4);

KUTU 3A *(devamı)*

türlerin atalarında görev görmüş, artık herhangi bir işlevi olmayan ve hemen hemen her türde bulunan özellikler için yaratılışçılar bu tür bir söylemde bulunmamaktadır. Mağarada yaşayan balıklar ve diğer hayvanların gözleri dejenerasyonun her aşamasını göstermektedirler. Uçamayan kınkanatlı böcekler gelişmemiş kanatlar bulundurmaktadır; bazı türlerde kanatların uzaması, uzamaları için sebep var olsa bile, gerçekleşmemektedir. *Descent of Man* adlı kitapta Darwin, insan vücudunda bir düzine artakalan özelliği sıralamıştır, bunların bazıları yaygın olmayan çeşitlilikler şeklinde olmaktadır. Bunlar arasında apandis, kuyruk (dört adet birleşmiş kuyruk omuru), bazı insanların kulaklarını ve derilerini hareket etmelerini sağlayan körelmiş kaslar, arka azı ya da akıl dişi gibi çıkmayan fakat bazı insanlarda hatalı olarak çıkanlar, bulunmaktadır. Moleküler düzeyden her bir ökaryotun genomu sözdegen adı verilen çok sayıda işlevsiz DNA dizileri içermektedir: Bunlar işlevli genlerden türemiş, onlara benzeyen sessiz, yazılıma uğramayan DNA dizileridir (bkz. Bölüm 19).

5. *Benzeşme.* Omurgalıların ve kafadanbacaklı yumuşakçaların gözleri gibi işlevsel olarak benzeyen fakat yapısal olarak önemli farklılıklar gösteren çok sayıda örnek bulunmaktadır (bkz. Şekil 3.5). Bu tür özellikler, sadece farklı atalarda farklı şekilde değişime uğramış özelliklerden türemiş olma durumlarında beklenmektedir, fakat bu gözlenen durum her şeye gücü yeten bir yaratıcı tarafından yaratılma düşüncesi ile çelişmektedir. Benzer şekilde, asmaların tırmanmalarına yarayan çeşitli modifiye olmuş yapılar gibi, farklı canlıların aynı işlev için kullandıkları çok farklı yapıların bulunması gibi durumlar için, evrim (fakat yaratılış değil) son derece akılcı açıklamalar yapabilmektedir (bkz. Şekil 3.10).

6. *Uygun olmayan tasarım.* Evrimsel geçmişin "kazaları", akıllı bir yaratıcı tarafından tasarlanması beklenmeyen, çok sayıdaki özelliği açıklamaktadır. Örneğin, insanı da içeren çoğu kara omurgalılarında, boğulma riski oluşmasına neden olan, yiyeceklerin ve havanın aynı yolu izleyerek yutakta geçişleri. İnsan gözü "kör nokta" olarak adlandırılan ve görüş çizginizin yaklaşık 45° sağında ya da solunda bulunan bir özelliğe sahiptir. Bu durum retina hücrelerinin aksonlarının fonksiyonel olarak anlamsız düzenlenmesinden kaynaklanmaktadır. Şöyle ki: Aksonlar göz içine doğru uzanarak optik sinirde toplanır ve retinayı tekrar bölerek geriden beyne doğru uzanır (bkz. Şekil 3.5).

7. *Coğrafi dağılım.* Sistematik çalışmalar, türlerin ve yüksek taksonların coğrafi dağılımlarını kapsamaktadır. Biyocoğrafya olarak adlandırılan bu konu Bölüm 6'da anlatılmıştır. Çok sayıda taksonun dağılımının, ortak bir atadan türemiş olmama durumunda anlamsız olduğunu söylemek yeterlidir. Örneğin, keseliler gibi çoğu takson, güney kıtaları boyunca dağılmışlardır; bu durum, Mezozoik dönemde ayrılmaya başlayan tek parça halindeki güney kara parçasına dağılmış bulunan ortak bir atadan türemiş olmaları durumunda kolayca anlaşılmaktadır.

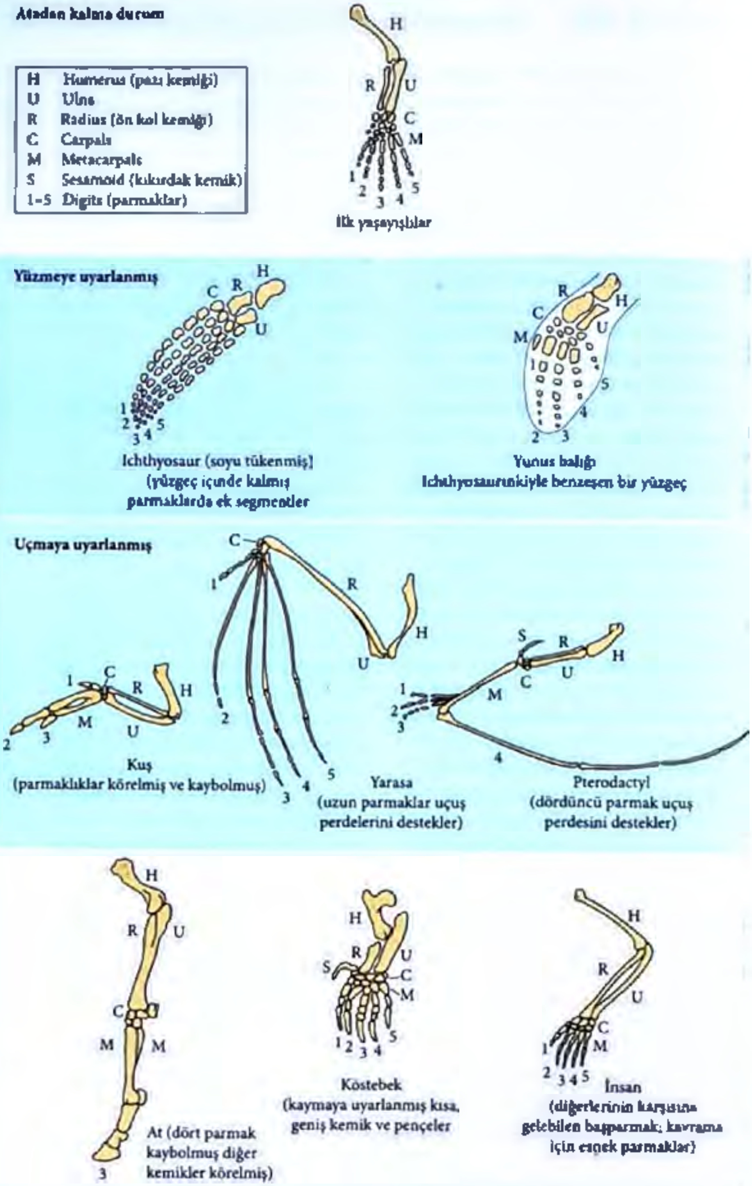
8. *Ara formlar.* Evrimin birbirini izleyen küçük değişiklikler şeklinde gelişmesi hipotezi, yüksek taksonlar ve türler arasında kademeli değişiklikler gösteren özelliklerin bulunmasını öngörmektedir. Bu kademeli değişiklikler, yaşayan kuş türleri arasında bulunan farklı gaga yapılarında ve bazı yılanlarda körelmiş kalça kemiği bulunurken, diğerlerinin kalça kemiklerinin tümüyle yok olması şeklinde görülmektedir. Moleküler seviyede, DNA dizilerindeki farklılıklar, çok yakın türler arasında hemen hemen hiç yokken, artan derecede farklılıklar birbirine uzak olan türlerde bulunmaktadır.

Bu açıklanan her bir kanıt için yüzlerce ya da binlerce örnek, yaşayan türler üzerinde yapılan çalışmalardan verilebilir. Taşıl kaydı bulunmaması durumunda bile, yaşayan türlerden gelen kanıtlar evrimin tarihsel gerçekliğini göstermek için fazlasıyla yeterli olmaktadır: Bütün canlılar ortak atalardan değişimler yolu ile türemişlerdir. Biz, Darwin'den bile daha emin olabiliriz ve bildiğimiz bütün canlıların tek bir yaşam formundan türediğini iddia edebiliriz.

bunlar (meleklerdeki gibi) omuzdan çıkmazlar, çünkü muhtemelen bu hayvanların ataları uçmak için farklılaşacak bir omuz yapısına sahip değildi. 4. Bölümde, memelilerin orta kulak kemiklerinin, sürüngenlerin çene kemiğinden evrimleşmiş olduğunu göreceğiz. Bölüm 19'da, atasal proteinlerden farklılaşan ve yeni fonksiyonları olan proteinlerin örnekleriyle karşılaşacağız. Başka bir deyişle, yakın canlılar **homolog özelliklere** sahiptir, bunlar ortak atadaki denk bir organdan kalıtılmıştır (ve bazen farklılaşmıştır). Homolog özellikler genellikle benzer genetiksel ve gelişimsel temele sahip olmalarına rağmen, bazen bu temel, türler arasında önemli sapmalar içermektedir (bkz. Bölüm 20).

Bir *özellik* türler arasında homolog (benzeşik) olabilir (örneğin ayak parmakları); fakat bir *özellik durumu* olmayabilir (örneğin belirli ayak parmakları sayısı). Beşparmaklılık insanda ve timsahlarda homologdur (bizim bildiğmiz kadarı ile her ikisi de ortak atalarına kadar uzanan kesintisiz bir pentadaktil geçmişine sahiptir); fakat üç-parmaklılık durumu hintdomuzlarında ve gergedanlarda homolog değil-

Şekil 3.4 Bazı tetrapod omurgahlarda kol iskeletleri. Kemikler, erken amfibilerde görüldüğü gibi, kaybolmuş ya da birleşmiştir (at, kuş gibi), ya da "temel plan"la karşılaştırıldığında göreceli olarak biçim ve boyut değişikliği geçirmiştir. Yüzme için üyelerde değişim yunus balığı ve ichthyosaurlarda, uçmak için özellik değişimleri kuşlarda, yarasalarda ve pterosaurlarda evrimleşmiştir. Gösterilen bütün kemikler bu canlılar arasında benzeşiktir, sadece pterosaur ve köstebeklerdeki sesamoid kemikleri benzeşik değildir; bu kemikler bacak ve kol iskeletinden farklı bir gelişim kökenine sahiptir (Futuyma 1995'den).



dir, bu hayvanlar için bu durum ayrı ayrı beş-parmaklı atadan evrimleşme şeklinde gerçekleşmiştir.

Bir özellik (ya da özellik durumu) iki türde, eğer ortak atalarından türemiş ise homolog olarak *adlandırılmaktadır*. Fakat iki türün özelliklerinin homolog olup olmadığını belirlemek —*belirleyici* benzeşiklik— zor olabilmektedir. Anatomik benzeşiklik hipotezleri için en genel kriterler vücudun diğer kısımlarına göre pozisyon ve yapıya (karmaşık bir özelliği oluşturan parçalar) karşılık gelmektir. Şekil ve işleve dayalı olan kriterler benzeşiklik için yararlı değildir (köstebek ve kartal ön üyelerini düşünün). Embriyolojik çalışmalar genellikle benzeşikliği tanımlamak

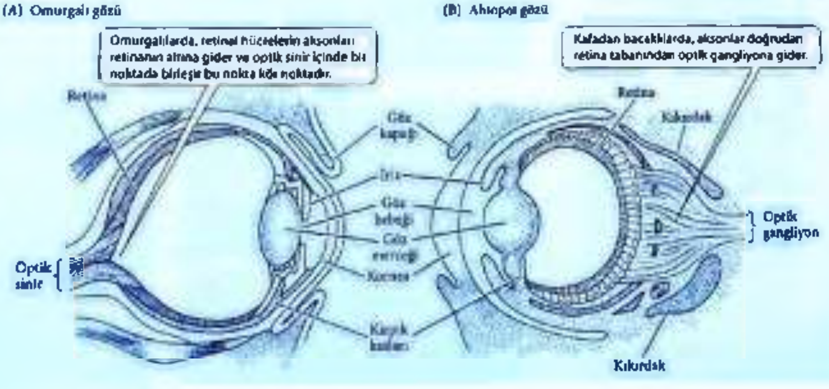
için önemlidir. Örneğin, kuşların ve timsahların arka üyeleri arasındaki paralellik yetişkinlere göre embriyoda daha belirgindir, çünkü kuşların çok sayıda kemikleri gelişim sırasında kaynaşmaktadır. Öte yandan, bir özelliğin türler arasında homolog olduğuna karar vermek için en önemli kriter, bu özelliğin dağılımının bir filogenetik ağaçta (diğer özellikler temelli), ortak atalarından itibaren kalıtım devamlılığı göstermesidir.

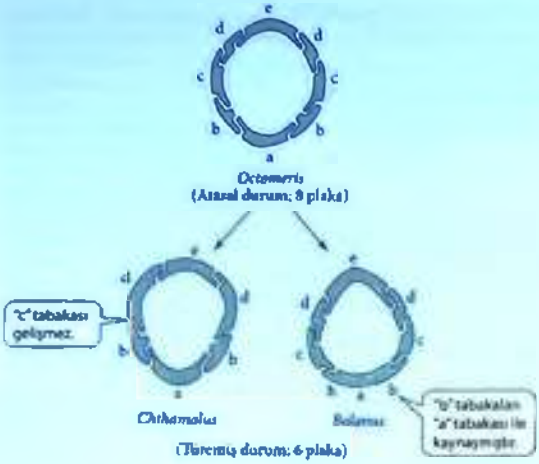
Homoplasi yaygındır

Bölüm 2'de belirtildiği gibi **homoplasi**—karakterlerin ya da özellik durumlarının farklı taksonlarda farklı evrimleşmesi—benzeştirici evrimi ve evrimsel geri dönüşümü kapsamaktadır. Çok sayıda yazar benzeştirici evrimi, paralel evrimden ayırmaktadır. **Benzeştirici evrimde (convergence)** yüzeysel olarak benzeyen özellikler, farklı metabolik yollardan oluşmaktadır (Lauder 1981). Omurgalıların gözü ile kafadanbacaklıların (örneğin mürekkep balığı ve ahtapot) gözü benzeştirici evrime bir örnektir (Şekil 3.5). Her ikisi de bir merceğe ve bir retinaya sahiptir, fakat aralarındaki çok sayıdaki önemli farklılıklar onların ayrı ayrı evrimleştiklerini göstermektedir: Örneğin, kafadanbacaklılarda retina hücrelerinin aksonları hücre temelinden doğarken, omurgalılarda hücre tepesinden doğmaktadır. Kabuklu deniz hayvanları sistematiği ve anatomisi konusunda tüm zamanların otoritesi olan Darwin (1854), iki deniz kabuğu hayvanı cinsinde görülen altı-tabakalı kabuğun, atasal sekiz-tabakalı deniz kabuğu hayvanından farklı yollardan nasıl türediklerini açıklamıştır: *Chthamalus*'da sekiz tabakadan ikisi gelişmemiştir, halbuki *Balanus*'ta tabakalardan ikisi üçüncü tabaka ile birleşmiştir (Şekil 3.6; ayrıca bkz. Şekil 4.17).

Koşut evrim (parallelism), öte yandan, bağımsız olarak evrimleşmiş, benzer gelişimsel değişiklikleri kapsamaktadır (genellikle birbirine yakın olan canlılarda, çünkü onlar büyük ihtimalle başlamak için benzer gelişimsel mekanizmalara sahiptiler). Omurgalılarda maksilliped olarak adlandırılan beslenme yapılarının evrimi şaşırtıcı bir örnektir. Farklı bir kaç omurgalı soy hattında, bu beslenme yapılarından birden üç çifte kadar olanların gelişimi hayvanın ağız kısımlarını taşıyan baş segmentinde değil de atasal olarak bacakları taşıyan segmentin ön taraflarındaki thoraks segmentlerinden gelişmiştir. Michael Averoff ve Nipam Patel (1997) iki "ana" düzenleyici genin (Hoks genleri, Bölüm 21'de detayları ile işlenecektir) anlatımları arasındaki farklılıkları çalışmışlardır. Çalıştıkları iki gen, *Ultrabithorax (Ubx)* ve *abdominal A (abd A)* olarak adlandırılan genler olup omurgalılar ve böcekleri de kapsayan bütün artropodlarda hangi segmentin nasıl gelişeceğini belirlemektedir. Bu iki gen baş segmentinde (ağız kısımlarını taşır) anlatım göstermemektedir, fakat toraks segmentinde (bacakları taşır) anlatım göstermektedir.

Şekil 3.5 Bir omurgalının (A) ve kafadanbacaklı yumuşakçanın gözü (B) benzeştirici evrimin olağan üstü örneklerindendir. Çok sayıdaki benzerliklerine rağmen çeşitli farklılıklar da barındırırlar. Örneğin, retinanın optik sinir tarafından kesintiye uğratılması omurgalılarda varken, kafadanbacaklılarda yoktur. Omurgalılarda, retina hücrelerinin aksonları (optik sinir) retina yüzeyini geçerek optik sinirde toplanmaktadır, bu da "kör nokta" oluşmasına sebep olmaktadır. Kafadanbacaklılarda, aksonlar retina hücrelerinin tabanından direkt olarak optik gangliona gitmektedir (Brusca ve Brusca 1990'dan).



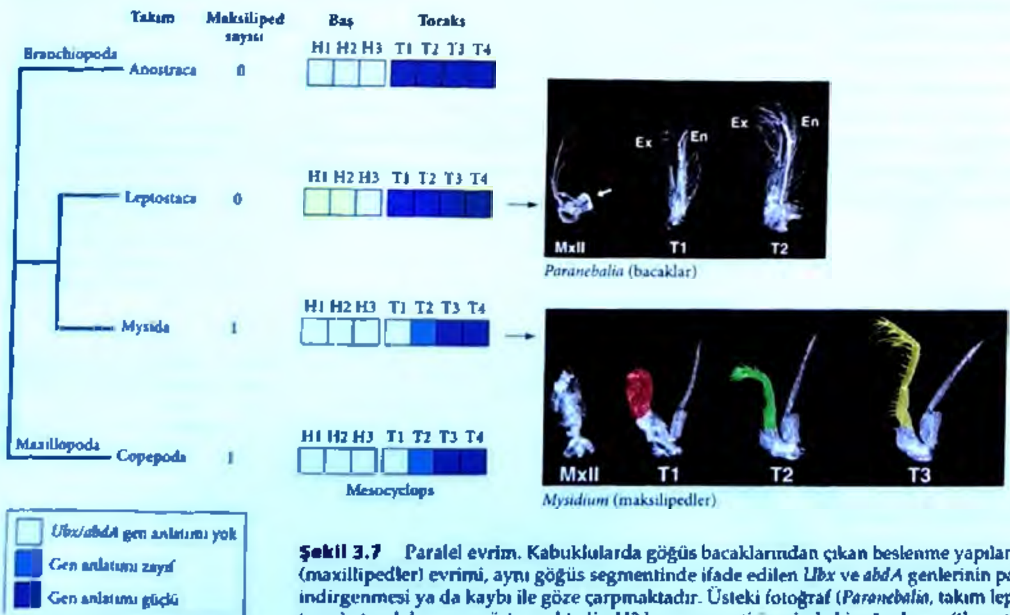


Şekil 3.6 Darwin'in midye kabuğunu oluşturan tabaka sayılarının iki farklı yoldan, sekiz tabakalı atasal formdan altı tabakalı iki türemiş cinse, *Chthamalus* ve *Balanus*, indirgenmesinin örneği verilmiştir. Bu diyagramlar kabuğu yatay kesitten göstermektedir.

Averoff ve Patel, omurgalı ayaklarının maksiliped yapıya her evrimsel dönüşümünün tam olarak toraks segmentindeki *Ubx* ve *abd A* gen ifadesinin kaybolması sonucunda gerçekleştiğini göstermişlerdir. Örneğin, yakın sınıflara ait olmayan copepod *Mesocyclops* ve peracarid *Mysidium* da bu iki genin anlatımı toraksın birinci segmentinde olmamaktadır, dolayısıyla sonrasında maksiliped yapıları gelişmektedir (Şekil 3.7). Bu evrimsel dönüşümün genetiksel ve gelişimsel temeli her iki grupta da aynıdır ve diğer bazı omurgalı soy hatlarında da gerçekleşmektedir.

Evrimsel geri dönüşümler daha "gelişmiş" ya da türemiş özellik durumundan daha "ilkel" ya da atasal duruma dönüşmeyi kapsamaktadır. Örneğin, hemen hemen bütün kurbağalar alt çenelerinde diş taşımazlar; fakat kurbağaların türediği ataların dişleri vardı. Kurbağaların bir cinsinde, *Amphignathodon*, alt çenede diş oluşumu yeniden evrimleşmiştir (Noble 1931). Amphignathodonların en yakın atası dişsiz olduğundan dolayı dişlerin bu cinste bulunması, uzak atasal bir duruma doğru homoplastik bir geri dönüşümdür.

Homoplastik özellikler sıklıkla (fakat her zaman değil) benzer çevresel koşullara farklı soy hatlarının uyarlanmasıdır. Gerçekten, farklı gruplardaki belirli bir homoplastik özellik ile bu canlıların çevreleri ya



Şekil 3.7 Paralel evrim. Kabuklularda göğüs bacaklarından çıkan beslenme yapılarının (maxillipedler) evrimi, aynı göğüs segmentinde ifade edilen *Ubx* ve *abdA* genlerinin paralel indirgenmesi ya da kaybı ile göze çarpmaktadır. Üsteki fotoğraf (*Paranebalia*, takım leptostraca) atasal durumu göstermektedir: H3 baş segmenti üzerinde bir ağız kısmı (the maxilla, MxII) ve göğüs segmentleri T1 ve T2 üzerinde bacaklar (her biri En ve Ex şeklinde iki kısımlı) bulunmaktadır. *Mysidium* (takım Mysida)'da T3 göğüs segmenti normal bir bacağa (En kısmı sarıda) sahiptir, fakat T2 ve (özellikle) T1'deki eklemeler En kısmının (yeşil ve kırmızı) maxilla-benzeri değişimlerini göstermektedir. *Mesocyclops*'larda (resmi yok) benzer gen ifadesi ve morfolojik değişimler görülmektedir (Averoff ve Patel 1997'den).

da yaşam alanları arasındaki uyum, genellikle özelliğin uyumsal öneminin en iyi kanıtıdır. Örneğin, uzun ince gaga, en az altı farklı nektarla beslenen kuş soy hattında bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bu çeşit bir gaga bu kuşlara, genellikle beslendikleri uzun borulu çiçeklerin tabanındaki nektara ulaşma imkanı vermektedir (Şekil 3.8).

ÖYKÜNME bir türün özelliklerinin özellikle başka bir türün özelliklerine benzeyecek şekilde evrimleşmesi durumudur, bu durum özellikle benzeştirici evrime ilginç örnekler sağlamaktadır. Öykünmenin en yaygın iki örneği, BATES ÖYKÜNMESİ ve MÜLLER ÖYKÜNMESİdir, fenomeni ilk açıklayan 19. yüzyıl doğa bilimcileri anısına bu adlar verilmiştir. Bunların her ikisi de saldırganlara karşı koruyucudur. Bates öykünmesi zararsız ya da saldırgan olmayan bir hayvanın tehlikeli ya da saldırgan bir hayvana (model) benzer şekilde evrimleşmesidir; örneğin çok sayıda zararsız kelebek arılardaki gibi parlak sarı ve siyah renkli vücut yapısına sahiptir, yine çok sayıda zararsız kelebek zehirli olan diğer türlere oldukça benzerler (bkz. Şekil 18.23). Bunu hoş olmayan deneyimler sonucu öğrenen saldırganlar hem modele hem de benzerine saldırmaktan kaçınmaktadır.

Müller öykünmesinde, hoş olmayan ya da tehlikeli iki tür, benzer özellikleri evrimleştirmişlerdir ve bunlardan birinin bir özelliği ile hoş olmayan bir deneyim yaşayan saldırgan her iki türe de saldırmaktan kaçınacaktır. Benzeme halkasında çok sayıda uzak akraba ve hoş-tadı olmayan kelebeklerin (Müller öykünmesi; bkz. Şekil 18.24) yanında bunlarla benzer renk modeline sahip yenilebilir kelebek ve güve (Batesian benzeme) de bulunmaktadır. Benzeme durumunun evrimleşmesinde, Bates ve Müller öykünmesinin yüksek seviyede olanlarından orta seviyede olanlarına kadar uzanan çok karmaşık durumlar vardır (Mallet ve Joron 1999). Benzeme özelliği çalışmaları evrimsel olayları anlamamıza büyük katkılar sağlamaktadır ve bu kitabın bir kaç bölümünde tartışılacaktır.



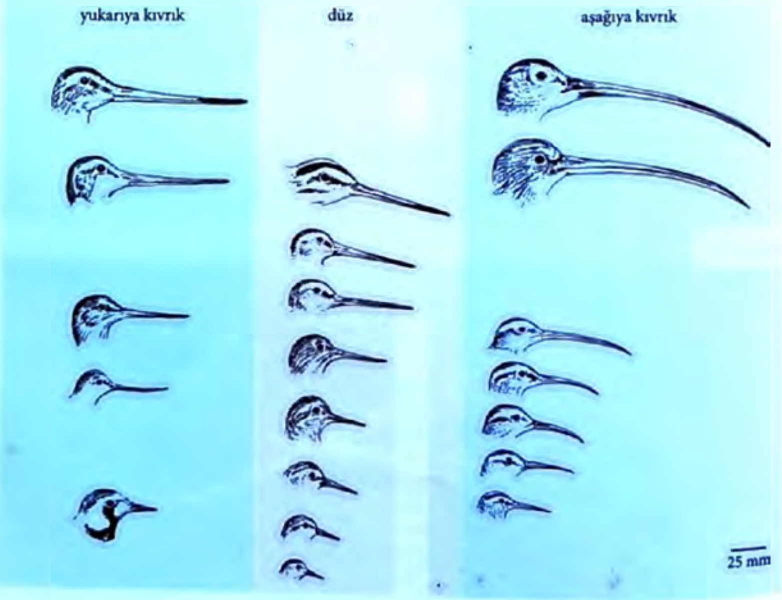
Şekil 3.8 Nektardan beslenebilmek için benzer gaga biçimleri ayrı ayrı evrimleşmiş dört kuş grubu. (A) Bir Güney Amerika kuşu olan *Cyanerpes caeruleus*, Thraupidae ailesinden. (B) *Iiwi vestiaria*, Fringillidae ailesindendir. Hawaii'de bulunan bu kuşlar uyumsal yayılımın iyi çalışılmış örneklerindendir. (C) Sinek kuşu, Trochilidae familyası. Bu menekşe görünümlü kuş Kosta Rika'dandır (*Campylopterus hemileucurus*). (D) Güneş kuşları, Nectariniidae familyasındandır. Kırmızı göğüslü güneş kuşları (*Nectarinia pulchella*) Afrika'nın Büyük Göl Bölgesine özgüdürler. (A, Photo © fotolincs / Alamy Images; B, Photo Resources Hawaii / Alamy Images; C, Anthony Mercieca / Photo Researchers, Inc.; D, Photo Resources Hawaii / Alamy Images.)

Özellik evriminin hızı farklıdır

Farklı karakterler farklı hızda evrimleşmektedir, bunu herhangi iki türün bazı karakterlerinde farklılaşırken bazılarında farklılaşmadıkları şeklindeki basit bir gözlem kanıtlamaktadır. Bazı özellikler, bunlar genellikle **korunan özellikler** olarak adlandırılırlar, ortak atadan türemiş çok sayıdaki türde uzun zaman dilimlerinde hiç değişmemiş ya da çok az değişmiş olarak barındırılırlar. Örneğin, insanlar öncül amfibilerde evrimleşen pentadaktil uzuvları (beş parmaklılık) barındırmaktadır (bkz. Şekil 3.4); bütün amfibiler ve sürüngenler iki adet aortik kavise sahipken, bütün memeliler sadece sol kavise sahiptir. Öte yandan vücut boyutu hızla evrimleşmiştir; memelilerde nerdeyse yüz kat kadar değişiklik göstermektedir. Önceki bölümde de gördüğümüz gibi DNA dizisi evrimleşmesi; genler arasında, gendeki segmentler arasında ve amino asitleri kodlayan üçlü bazda (kodon) farklıdır.

Bir soy hattında farklı özelliklerin farklı hızlarda evrimleşmesi **mozaik evrim** olarak isimlendirilmektedir. Bir türün bir bütün olarak değil de parça parça evrimleştiğini söylemek evrimin en temel prensiplerinden biridir: onun çok sayıda özelliği bağımsızmış gibi evrimleşmektedir (Bunun önemli istisnaları vardır, örneğin beraber görev yapan özellikler uyum içinde evrimleşebilirler). Bu prensip bizim evrim teorimizin, evrimi bütün canlı bazında değil de, her bir özelliğin ya da bu özellikleri belirleyen genlerin değişiminde analiz etme kararımızla büyük ölçüde doğrulanmaktadır.

Mozaik evrimden dolayı bir türü diğerlerinden daha "gelişmiş" olarak düşünmek doğru değil hatta yanlıştır. Kurbağaları türeten amfibi soy hattı memeliler çeşitlenmeden önce memelileri doğuran soy hattından ayrılmıştır, bundan dolayı *dallanmanın sıralanması* açısından kurbağalar insanlardan ve ineklerden daha eski bir daldır. Bu açıdan kurbağalar daha ilkel olarak tanımlanabilirler. Fakat, erken Paleozoik amfibilerine kıyasla kurbağalar hem "ilkel" özelliklere (arka ayakta beş parmak ve alt çenede birden fazla kemik gibi) hem de gelişmiş özelliklere (alt çenede diş bulunmaması gibi) sahiptirler. Ayrıca, kurbağa türleri arasındaki bazı farklılıklar yakın zamanda evrimleşmiştir. Örneğin, bir cins kurbağa, larva evresi olmadan gelişmekte ve diğer bir cins ise genç yavrular doğurmaktadır. Benzer şekilde insanlar da hem "ilkel" özelliklere (ellerde ve ayaklarda beş parmak, alt



Şekil 3.9 Düdükçünlerde (Scolopacidae) gaga biçimi ve uzunluğu çeşitliliği. Gaga uzunlukları, 18 mm (orta sütun en alt) ile 166 mm (sağ üst) arasında değişmektedir, üç sütun olarak kıyaslanacak şekilde çizilmiştir. Gaga eğimi ve uzunluğundaki kademeli değişiklilik dikkat çekicidir. Bu türler arasındaki filogenetik ilişki tam olarak anlaşılamamıştır, fakat gözlenen çeşitler, küçük değişiklikler ile nasıl çok farklı gagaların evrimleşebileceğini göstermektedir (Hayman vd. 1986'dan).

çenede diş gibi) hem de kurbağaya göre "gelişmiş" özelliklere (tek kemik alt çene gibi) sahiptir.

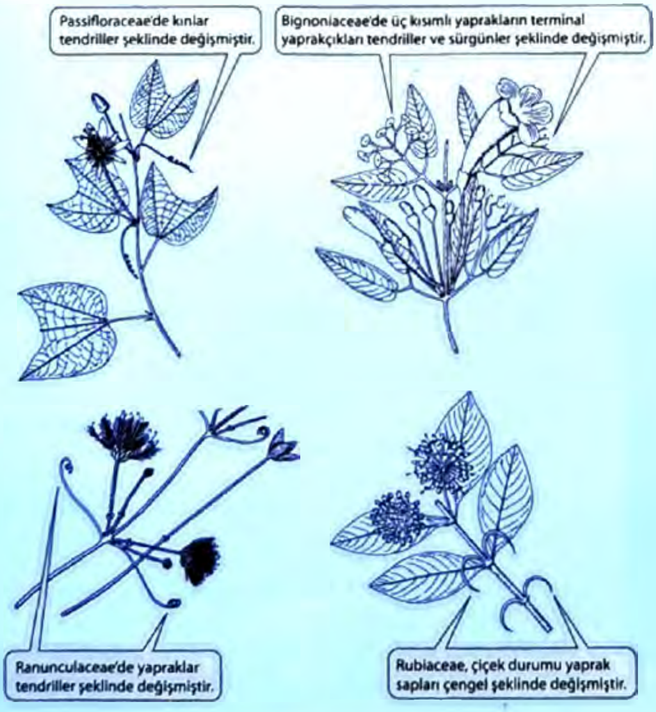
Evrim genellikle kademelidir

Darwin evrimin büyük sıçramalardan (SALTATIONS) ziyade birbirini izleyen küçük değişiklikler (GRADUALISM) şeklinde geliştiğini açıklamıştır. Evrimin her zaman kademeli olup olmadığı bilinmemektedir; fakat bu konu çokça tartışılmaktadır (bkz. Bölüm 21). Uzak geçmişte ayrılan çok sayıda yüksek takson (hayvanlar alemi; memelilerin ve böceklerin çoğu takımı gibi) oldukça farklıdır; taşıllar ile ya da yaşayan canlıların ara formları tarafından birbirine bağlanmazlar. Fakat, Bölüm 4'de göreceğimiz gibi taşıl kayıtları bazı yüksek taksonların evrimi için ara formları göstermektedir.

Yaşayan canlılar arasında kademelilik yaygındır ve kademeli evrim için destek sağlamaktadır. Örneğin, gaga uzunluğu ve şekli kumkuşları türleri arasında oldukça farklıdır, fakat birbirinden son derece farklı olan biçimler, ara gaga formlarını taşıyan türler ile bağlanmaktadır (Şekil 3.9; başka bir örnek Şekil 3.21'de gösterilmiştir).

Biçimdeki değişiklik genellikle fonksiyondaki değişiklikle paraleldir

Homolog özelliklerin taksonlarda son derece farklı olabilmesinin bir sebebi, işlev değiştikçe biçimin de evrimleşmesidir. Örneğin, yaban arısı ya da arı gibi zarkanatlıların iğnesi, bu iğne konak bitkilerine ya da artropodlara yumurtalarını yerleştirmek için kullandıkları yumurta borusunun bir modifikasyonudur (Bu nedenle sadece dişi böcekler ya da arılar sokar). Birbirinden bağımsız olarak, sarmaşık gibi tırmanma habitatı evrimleştiren çok sayıda bitki grubunda tırmanma organına modifiye olan yapılar arasında kökler, yapraklar, yaprakçıklar ve çiçekler bulunmaktadır (Şekil 3.10).



Şekil 3.10 Değişik bitki gruplarında bulunan sarmaşıklarda, yapıların tırmanma için değişim göstermeleri; yapıların yeni fonksiyonlar için değişiklik geçirebileceklerini ve farklı gruplarda aynı işlevsel amaç için farklı evrimsel yolların izlenebileceğini göstermektedir (Hutchinson 1969'dan).

Türler arasındaki benzerlik gelişim boyunca değişir

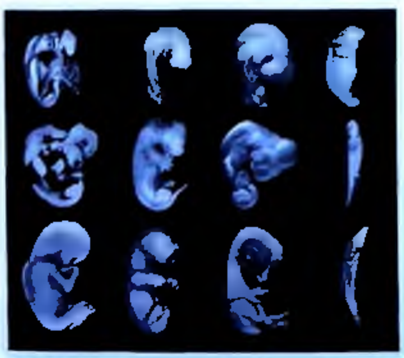
Türler genellikle yetişkin durumlarına oranla embriyo aşamasında iken daha çok birbirlerine benzemektedirler. Karl Earst von Baer 1828'de üst taksonda (omurgalıların alt-alemi gibi) yaygın olan özelliklerin ontogenide (gelişim), alt seviye taksonlarda (aileler ya da takımlar gibi) görülen özelliklerden genellikle daha önce göründüğünü belirtmiştir. Bu genelleme günümüzde VON BAER'S KANUNU olarak bilinmektedir. Kendi sınıf ve takımlarına ait özellikler belirmeden önce solungaç yarıkları, notokord, segmentasyon ve bel-benzeri uzuv gibi özellikleri gösteren tetrapod omurgalılara ait embriyolar arasındaki benzerlikler muhtemelen en fazla bilinen örnektir (Şekil 3.11).

Darwin'in en tutkulu destekçilerinden olan Ernst Haeckel bu bulguları yeniden yorumlayarak "gelişim filogeniyi kısaltılmış şekilde tekrar verir" demiştir, yani her bir canlı gelişimleri sırasında atalarının yetişkin formlarının evrimsel geçmişlerini tekrarlarlar. Böylece, Haeckel, bir kişinin embriyoloji çalışarak, bir türün filogenetik tarihini okuyabileceğini ve canlılar arasındaki filogenetik ilişkiyi anlayabileceğini öne sürmüştür. 19. yy sonlarına gelindiğinde, Haeckel'in hükmünün ("biyogenetik kanun" olarak bilinmektedir) nadiren gerçekleştiği anlaşılmıştır (Gould 1977). Memeli embriyolarının ve "sürüngenler"in solungaç yarıkları ve solungaç kavisleri hiçbir zaman yetişkin balıklardaki biçimlerini kazanmamaktadır. Ayrıca, embriyo ve erişkin devrelerinde birbirlerine oranla farklı derecelerde gelişen çeşitli özelliklerin gelişim aşamasına özgü kendi adaptasyonları (embriyodaki amniyum gibi) bulunmakta ve bu durum atalarına oranla döllerinde daha çok belirgindir. Bundan dolayı, biyogenetik kanun filogenetik geçmişin vazgeçilmez doğru bir kılavuzu değildir; fakat embriyonik benzerlikler Darwin'e evrimin bazı önemli kanıtlarını sağlamıştır. Bu benzerlikler, özelliklerin evrim sürecinde nasıl değiştikleri konusunda hala önemli bilgiler vermektedir.

Morfolojik evrimin bazı yaygın modellerini belirleyen gelişmeler

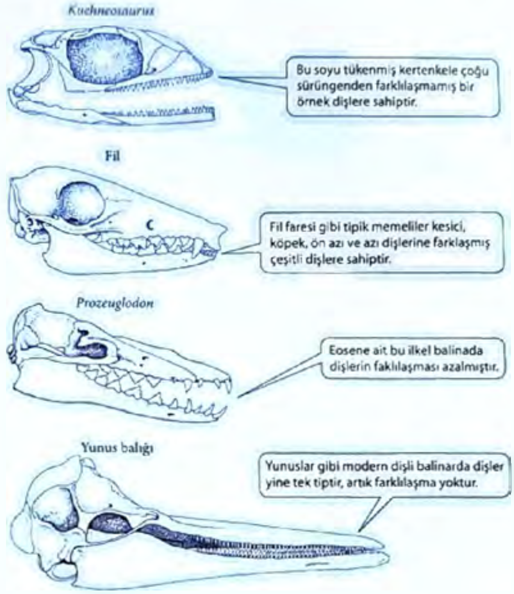
Birkaç on yıl öncesine kadar, sınıflandırma ve filogenetik çalışmalar büyük oranda embriyonik gelişim sırasındaki değişimleri de içeren morfolojik özelliklerin analizine dayanmaktaydı. Sistematikçiler ve karşılaştırmalı morfologlar çalışmaları esnasında evrimin çok sayıda ortak modelini belirlemişlerdir. Bu tür evrimsel değişikliklerin genetiksel ve gelişimsel temelini anlamaya yönelik çalışmalar günümüzün en yaygın araştırma alanlarından biridir (bkz. Bölüm 20). Bu modellerden bazıları; bireycilik, heterokroni, alometri, heterotopi ve kompleksiikteki değişikliklerdir (Rensch 1959; Müller 1990; Raff 1996; Wagner 1996).

Şekil 3.11 Mikrografikler gelişimin farklı evrelerindeki çeşitli omurgalı döletleri (embriyo) arasındaki benzerlikleri ve farklılıkları göstermektedir. Farklı evrelerde ve boyutlarda bir yapıyı kazanmalarına karşın, her biri benzer bir temel yapı ile başlamaktadır. Döletler geliştikçe, benzerlikleri daha çok azalmaktadır (Fotolar M. Richardson'dan; Richardson vd. 1998'den).



BİREYCİLİK. Bir çok canlının vücudu; genetik özellikleri, gelişim modelleri, lokasyonu farklı olan ve diğer yapılarla bağlantılı olan birimlerden (modüllerden) oluşmaktadır (Raff 1996). Bazı birimler (çok sayıda bitkinin yaprakları, çok sayıda balığın dişleri gibi) ayrı bireyci tanımlamadan yoksundur ve tek bir özellik gibi düşünülebilmektedir. Bu tür yapılar eğer vücut ekseni boyunca dizilmişlerse SERİ HOMOLOGLAR olarak, eğer değillerse HOMONYMOUS (eşadlı) olarak adlandırılmaktadır. Bu tür birimlerin ayrı tanımlamalar kazanmaları önemli evrimsel fenomenlerden biri olup **bireycilik** olarak adlandırılır (Wagner 1996; Müller ve Wagner 1996) ve bu da mozaik evrimin önemli bir temelidir. Örneğin, sürüngenlerin çoğunun dişleri tek tiptir, fakat memelilerin evrimi sırasında bunlar bireyciliğe dönüşmüşlerdir (kesicidiş, köpekdişi, ön azıdişine ve azıdişine farklılaşmışlardır). Ayrı diş kimliği daha sonra dişli balinaların evrimi sırasında kaybolmuştur (Şekil 3.12).

HETEROKRONİ. **Heterokroni** genellikle *evrimsel gelişimlerin dereceleri ve zamanlamasındaki evrimsel değişiklikler* olarak tanımlanmaktadır (Gould 1977; McKinney ve McNamara 1991).



Şekil 3.12 Sürüngenlerin ve memelilerin dişleri bireyselliğin kazanılmasının ve kaybedilmesinin örneklerini vermektedir. Çok sayıda sürüngenin dişleri tek tiptir; dişler memelilerin evrimi sırasında bireyselleşmişlerdir. Farklı diş formları daha sonra dişli balinaların evrimi sırasında kaybolmuştur (A, Romer 1966'dan; B–D, Vaughan 1986'dan).

Çok sayıda fenotipik değişikliğin zamanlama açısından bu tür değişikliklere dayandığı anlaşılmakta, bununla birlikte diğer birkaç gelişim mekanizması da benzer değişiklikler üretebilmektedir (Raff 1996).

Birçok özelliği eşzamanda etkileyen global heterokronik değişiklikler, çok sayıda SOMATİK özelliğin gelişim zamanının (gonadlar ve ilgili üreme yapıları dışındakiler) gonadların olgunlaşma zamanına (üremenin başlaması gibi) oranla değişmesi gibi durumlarla gösterilmiştir. Örneğin, çoğu semenderin aksine metamorfoza gitmeyen bir semender olan axolotl, çok sayıda larval özelliğini koruyorken üremeye gidebilmektedir (Şekil 3.13). Bu şekilde üreyebilen yetişkinin erken morfolojisindeki evrim **paedomorfoz** (Yunanca'dan *paedos* "çocuk" ve *morphos* "form") olarak adlandırılmaktadır. Öte yandan, olgunlaşmadaki gecikmenin evrimi "hiper-yetişkin" özelliklerin gelişimine uzanan daha büyük bir boyutta üremeye imkan vermiş olabilir. Bu şekildeki bir evrimsel değişiklik **peramorfoz** olarak adlandırılmaktadır. Örneğin, insan beyninin iri boyutu insanın uzamış büyüme periyoduna bağlanmaktadır (McNamara 1997).

ALOMETRİ. **Alometrik büyüme** ya da **alometri** bir canlının gelişimi sırasında *farklı parçalarının ya da boyutlarının farklı büyüme dereceleri* göstermesidir. Örneğin insan büyümesi sırasında, baş vücuda oranla daha yavaş, bacaklar ise daha hızlı gelişmektedir. Her bir özelliğin alometrik büyüme hızındaki değişikliklerin—bu "lokal" heterokronidir—evrimde son derece önemli bir rol oynadığı anlaşılmaktadır. Örneğin, eğer lokal heterokroniler bir ya da birkaç özelliğin *biçimini* değiştirmişse, bu şu evrimsel değişikleri açıklayabilmektedir: parmakların uzamalarındaki artış oranı, öteki memelilerin ön uzuvlarına kıyasla yarasaların kanatlarının biçimi (bkz. Şekil 3.4), alt çene gelişim derecesindeki bir değişiklik bir iğnebalığı ya da yarımgaga durumunun oluşmasını açıklayabilmektedir (Şekil 3.14).

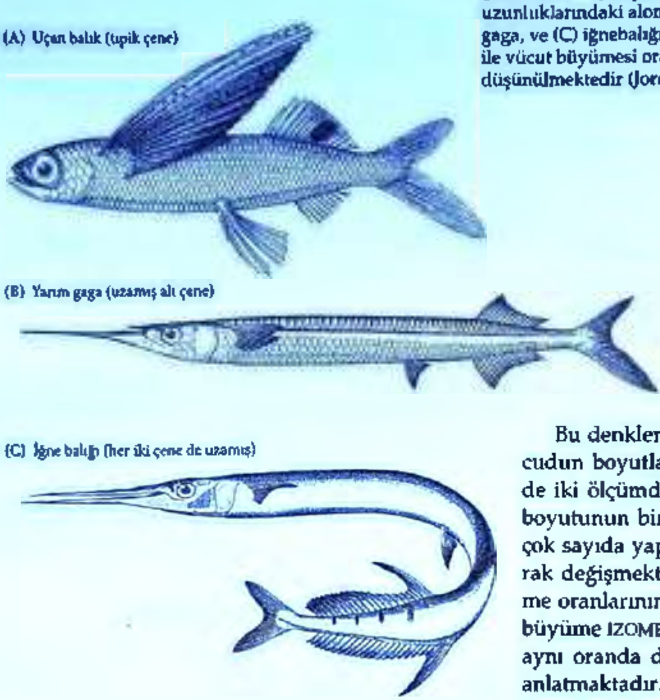
Alometrik büyüme genellikle aşağıdaki denklemle açıklanmaktadır:

$$y = bx^a$$

(A) (B) (C)

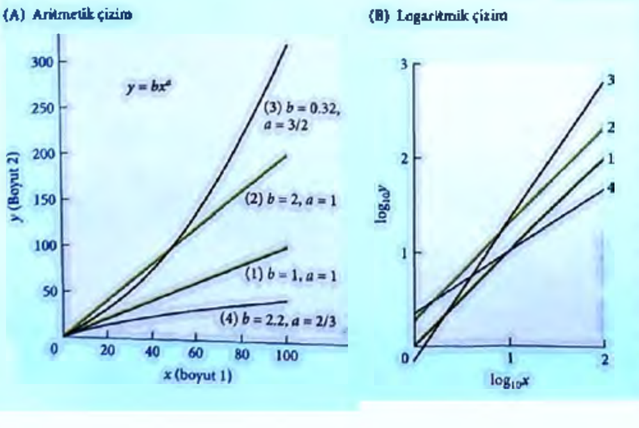


Şekil 3.13 Semenderlerde pedomorfoz. (A–B) Kaplan semenderler (*Ambystoma tigrinum*) çoğu semenderde olduğu gibi (A) sucul larvadan (solungaçların varlığına dikkat) metamorfoza uğrayarak (B) karasal bir yetişkine dönüşmektedir. (C) Yetişkin axolotl (*Ambystoma mexicanum*) solungaçları ve kuyruk yüzgeçleri ile karasal akrabalarının larvalarına benzemektedir. Axolotl türleri bütün yaşamları boyunca sucul kalmışlardır (A, foto Twan Leenders'den; B, photo © Painet, Inc.; C, foto Henk Wallays'dan).



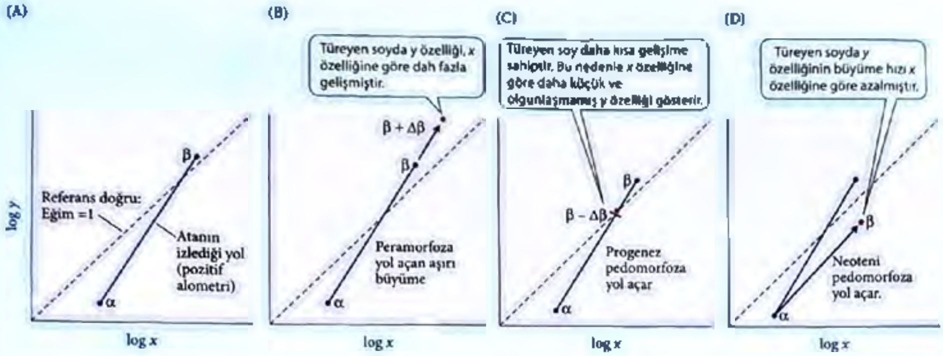
Şekil 3.14 Çok yakın üç balık familyasının üst ve alt çene uzunluklarındaki alometrik farklılıklar: (A) uçan balık, (B) yarım-gaga, ve (C) iğnebalığı. Formlardaki farklılıkların çene büyümesi ile vücut büyümesi oranlarının değişikliğinden kaynaklandığı düşünülmektedir (Jordan ve Evermann 1973'den).

Şekil 3.15 İki vücut ölçümü (y ve x) arasındaki çeşitli alometrik büyüme ilişkilerini, $y = bx^a$ denklemine göre gösteren hipotetik eğriler. (A) Aritmetik çizimler. Eğri 1 ve 2 izometrik büyümeyi ($a = 1$) göstermektedir, burada y, x'in sabit bir çarpanadır (b). Eğri 3 ve 4 sırasıyla pozitif ($a > 1$) ve negatif ($a < 1$) alometriyi göstermektedir. (B) Aynı eğrilerin logaritmik çizimleri doğrusal form vermektedir. Eğim farklılıkları a'ya bağlıdır. Eğri 1 ve 2'nin eğimleri 1'e eşittir.



Bu denklemde, x ve y bir dişin, başın ya da vücudun boyutlarının yüksekliği ve genişliği şeklinde iki ölçümdür (çok sayıdaki çalışmada, x vücut boyutunun bir ölçümüdür, örneğin ağırlık, çünkü çok sayıda yapı genel boyuta kıyasla orantısız olarak değişmektedir). ALOMETRİK SABİT olan a büyüme oranlarının kıyasını vermektedir. Eğer, a=1 ise, büyüme İZOMETRİK'tir, yani iki boyut ya da yapının aynı oranda değiştiğini ve biçimin değişmediğini anlatmaktadır. Eğer y x'den daha hızlı artıyorsa (insanlarda bacak uzunluğunun vücut boyutuna ya da ağırlığa oranı gibi) $a > 1$ (pozitif alometri); eğer oransal olarak yavaşsa (insan başı gibi) $a < 1$ (negatif alometri) demektir (Şekil 3.15). x ve y arasındaki bu eğik doğrular, eğer logaritmik olarak alınırlarsa daha düz bir doğru vermekte ve düz bir doğru için $\log y = \log b + a \log x$ denklemi çıkmaktadır.

Farz edelim ki atasal bir formda; x vücut boyutunu ve y ise β-yaşında gelişmeye başlayan ve β-yaşında büyümeyi sonlandıran bazı özelliklerin boyutlarını göstermektedir (Alberch vd. 1979). Gerek paedomorfoz ve gerekse peramorfoz, β ya da β'daki bir değişiklikten dolayı olan gelişim ya da gelişim süresindeki evrimsel değişikliklerden kaynaklanabilmektedir (Şekil 3.16). Eğer gelişimin süresi uzarsa (β'dan β + Δβ'ya bir değişiklik gibi) peramorfoz oluşabilmektedir (Şekil 3.16B). Örneğin, türü tükenmiş İrlanda geyiklerinin (*Megaceros giganteus*) devasa boynuzları, ki bunlar vücut ağırlığı olarak diğer bütün geyiklerinkinden büyüktür, peramorfik özellikler olup, hayvanın aşırı gelişimi sonucu daha büyük bir vücut boyutuna geçmesi ile alakalıdır (Şekil 3.17). Paedomorfozun nedeni erken bir yaşta (β – Δβ) (progenez olarak adlandırılan bir paedomorfoz formu) büyümenin durması ya da y özellikinin büyüme hızının düşürülmesidir (neoteni olarak adlandırılan evrimsel bir işlem). Axolotl (bkz. Şekil 3.13C) neotenik bir semender türü olup, metamorfoz akrabala-



Şekil 3.16 Heterokroninin bazı formlarının diyagram şeklinde gösterilmesi, burada yapılar ya da x ve y boyutları alometrik büyümenin logaritmik çizim anlatımı olarak verilmiştir. X-ekseni vücut büyüklüğünü ifade etmektedir, y-ekseni bacak uzunluğu gibi bir özelliği ifade etmektedir. Kesik doğru, eğimi 1, referans olarak verilmektedir. (A) Mavi çizgi β yaşından α yaşına kadar atasal formdaki gelişimsel değişiklikleri göstermektedir. Büyüme pozitif alometriktir (eğim > 1). (B) Daha uzun bir büyüme periyodu (büyümenin $\beta + \Delta\beta$ yaşına uzaması; pembe ok) peramorfoz (türemişlerde abartılmış y yapısı) ile sonuçlanmaktadır (C) Erken bir yaşta büyümenin durması ($\beta - \Delta\beta$) progenesiz olarak bilinen bir pedomorfoz formunun çıkması ile sonuçlanmaktadır. (D) y'nin büyüme oranının x'e oranla düşmesi, büyüme süresi değişmeden, neoteni olarak adlandırılan bir pedomorfoz formunun çıkması ile sonuçlanmaktadır.

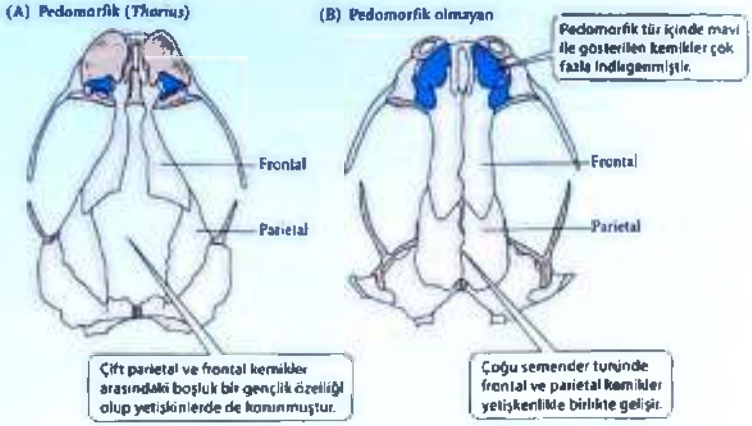
rının eriştiği boyutlara uzanmaktadır, halbuki *Thorius* cinsindeki ince semenderler progenetiktir: bunlar sanki gelişimleri kısaltılmış gibi, semenderlerin iri türlerinin gençlerine özgü çok sayıda özelliğe sahiptir (Şekil 3.18).

HETEROTOPİ. **Heterotopi** bir canlıda bir fenotipik özelliğin ifade edildiği pozisyondaki bir evrimsel değişikliği göstermektedir. Gen ürünlerinin dağılımı çalışmaları, gen ifade bölgelerinde türler arasında çok sayıda heterotopik farklılıklar bulunduğunu göstermektedir. Örneğin, derin deniz mürekkep balıklarının bazı türlerinin vücutlarında ışık-saçan bakterileri barındıran organlar vardır. Işık, mürekkep balığının gözlerinin lenslerini oluşturan aynı tip iki proteinden oluşan lenslerden yansımaktadır (Raff 1996).

Türler arasındaki heterotopik farklılıklar bitkilerde yaygındır. Örneğin, çoğu bitkide ana fotosentez organı yapraklardır, fakat kaktüs ve kurak çevreye adapte



Şekil 3.17 Belki de en çok bilinen alometri ve peramorfoz örneği, geyiklerin en irisi olan ve türü tükenmiş olan "İrlanda geyiği" (*Megaceros giganteus*) dir. Bu geyiğin boynuzları, bütün diğer geyikler arasında, vücut boyutlarına göre en büyüktür (Millais 1897'den).



Şekil 3.18 Progenetik bodur semender (*Thorius*) ile progenetik olmayan tipik bir akrabanın (*Pseudoeurycea*) kafataslarının karşılaştırılması. Yetişkin *Thorius*'un kafatası bazı erken yaş özellikleri bulundurmaktadır (Hanken 1984'den).

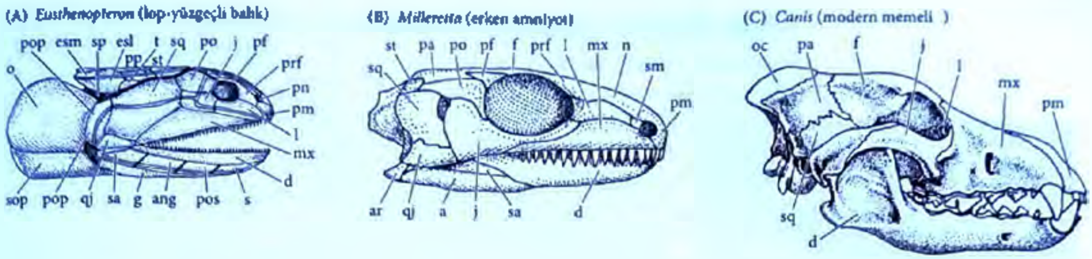
olmuş diğer çok sayıdaki bitkide gövde üzerindeki yüzeysel hücreler fotosentez işlemini yürütebilmektedir. Bağlantılı olmayan çok sayıda sarmaşık türünde (odunsu sarmaşıklar), kökler toprak üstü gövdeler boyunca uzamaktadır (Şekil 3.19). Bazı sarmaşıklarda, bu kökler tutunmayı kuvvetlendirici olarak görev yaparken, diğerlerinde ise toprağın içine doğru büyümektedir.

Omurgalıların kemikleri çok sayıda heterotopi örnekleri göstermektedir. Örneğin, filogenetik olarak yeni olan çok sayıda kemik SESAMOIDS olarak adlandırılan ve strese bağlı olarak tendonlardan ya da diğer bağ dokularından meydana gelen kemiklerden doğmuştur (Müller 1990). Çoğu dinozor kuyruklarında kemikleşmiş tendonlara sahipti ve dev panda (*Ailuropoda melanoleuca*) gerçek bir parmak gibi olmayan fakat tek bir sesamoid olan bir "başparmağa" sahip olmakla meşhurdur (bkz. Şekil 21.8).

KOMPLEKSLİKTE ARTMA VE AZALMA. İlkel canlılar az sayıda genlere sahip olmalıydılar ve biçimsel olarak son derece basit olmalıydılar. Hem filogenetik ve hem de paleontolojik çalışmalar yaşam tarihi boyunca komplekslikte büyük artışlar olduğunu göstermektedir, bunlara ökaryotların orijini, çok hücreli canlılar, bitki ve hayvan doku organizasyonundaki ayrıntılar örnek olarak verilebilinir (Bölüm 21). Evrim süresince kompleksliğin arttığı şeklindeki izlenimimizi verdikten sonra, morfolojinin basitleştiğini yapıların küçüldüğünü ve kaybolduğunu ve bunun dallarda oldukça yaygın bir eğilim olduğunu öğrenmek sürpriz gelebilecektir. Örneğin, çiçeklerin ilkel "temel taslağı"nda birkaç çanak yaprak, taç yaprak, stamen ve karpel bulunduğu halde, çok sayıdaki bitki soy hattında bunların sayılarında azalma olmuştur ve çok sayıda dal çanak yaprak ve/ya da taç yaprak dokularını bütünüyle kaybetmiştir. Tetrapod omurgalılarındaki parmak sayıları pek çok kez azalmıştır (atlardaki tek bir ayak parmağını düşününüz), fakat sadece bir kez artmıştır (yok olan ichthyosaurslarda). İlkel loblu-yüzgeçli balıklar türedikleri amniot soylarına göre çok daha fazla kafatası kemiklerine sahiptiler (Şekil 3.20). Bu şekildeki çok sayıda değişiklik fonksiyonel verimdeki artışı açıklayabilmektedir.



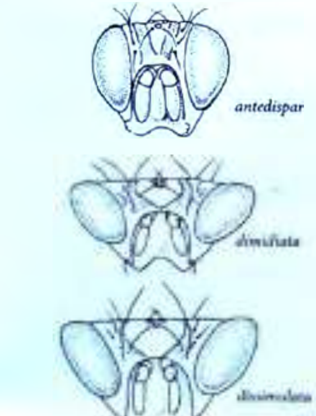
Şekil 3.19 *Philodendron* cinsi bitkiler, bu gösterilen Jamaika tırmanıcısı gibi, sarmaşık türü bitkilerdendir. *Philodendron*'larla birlikte bir kaç cinsi daha içeren çok sayıda sarmaşık, yan gövdeden çıkıp uzayan kökler evrimleştirmişlerdir (Photo © photolibrary.com).

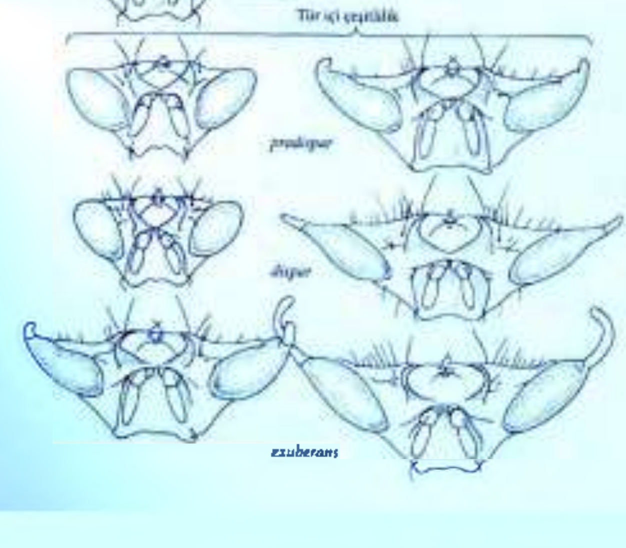


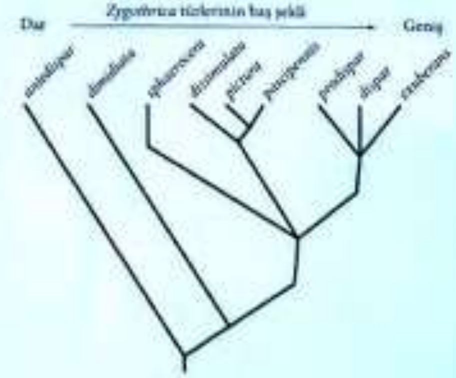
Şekil 3.20 Evrim sırasında yapıların küçülmesi ve kaybolmasına bir örnek. Amniotların türediği ilkel balıkların (örneğin Devonian *Eusthenopteron*) kafataslarındaki kemik sayıları ilkel Amniot'larınkinden (örneğin Permian *Milleretta*) fazlaydı. Geç amniotlar, hala kafatasında birkaç kemiği olan evcil köpekler (*Canis*) gibi, plasentalı memelilerdendir. Alt çenede bulunan kemik sayısındaki azalış özellikle dikkat çekicidir (Romer 1966'dan).

Filogenetik Analizler Evrimsel Akımları Belgelemektedir

Evrimsel akım terimi bir özellikte aynı yönde birbirini izleyen değişiklikleri ifade etmek için kullanılabilmektedir, bu tek bir soy hattında ya da sıklıkla çok sayıda soy hattında bağımsız olarak gerçekleşebilmektedir. Örneğin, bir sinek cinsi olan *Zygothrica* üzerine yapılan bir filogenetik çalışma erkek sineklerde iri baş oluşmasına doğru yönlendirilmiş evrim bulunduğunu göstermiştir (Şekil 3.21). Bu en az üç diğer sinek dalında da gerçekleşmiş bir evrimsel değişimdir. Çiçekli bitkiler arasında, çok sayıda grup birbirinden bağımsız olarak düşükten yüksek kromozom sayısına ve DNA içeriğine doğru bir akım göstermektedir. Bununla birlikte, çok sayıda çiçek parçasından az sayıda çiçek parçasına (stamen ya da karpel gibi); bağımsız çiçek parçalarından birleşik çiçek parçalarına; radyal simetrili çiçeklerden bilateral simetrili çiçeklere; hayvanlarla polinasyondan rüzgarla polinasyona ve ağaç formundan çalı formuna doğru bir akım olduğu görülmektedir. Bölüm 21'de evrimsel akımların türlerini ve nedenlerini analiz edeceğiz.





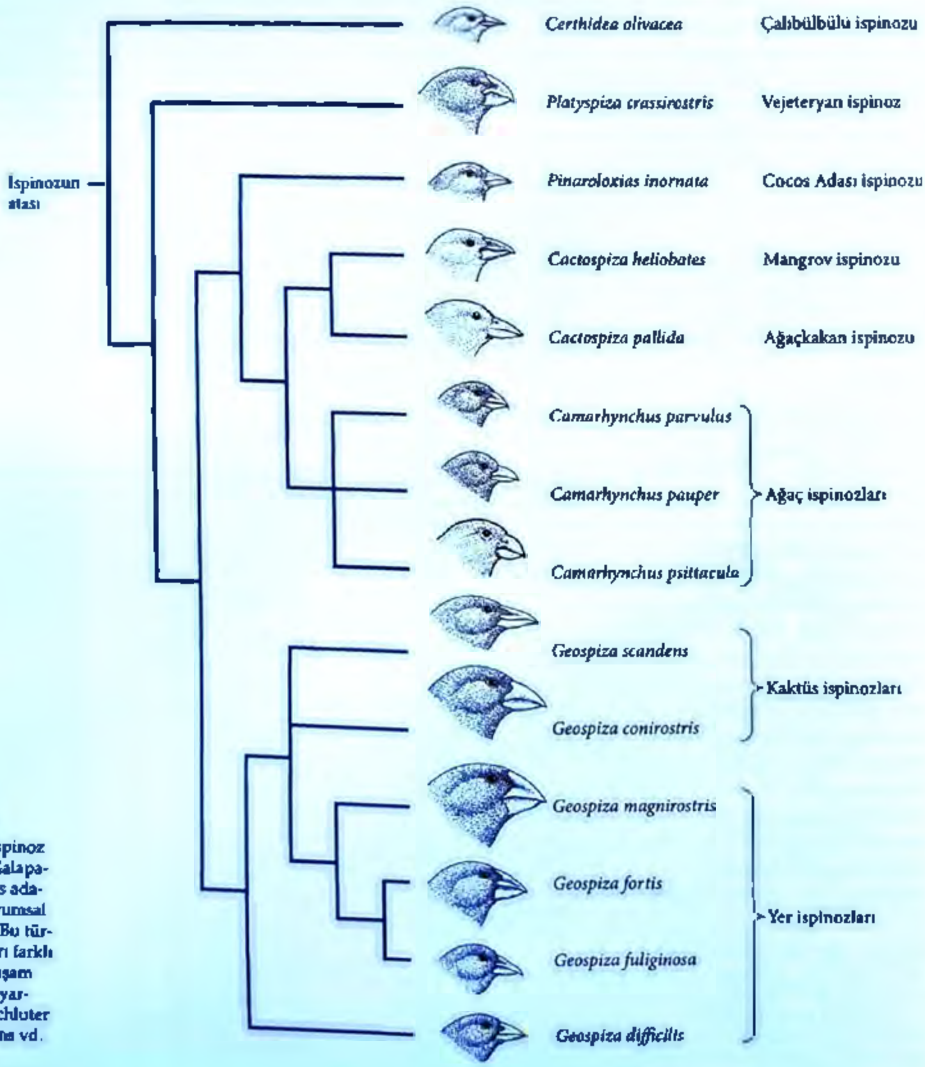


Şekil 3.21 Zygothrica (Drosophilidae) altgrubu olan dispar erkek sineklerinin başlarının önden görüntüsü. Türler arasında ve prodispar, dispar, exuberans'larda baş ve göz biçimlerindeki kademeli değişikliğe dikkat ediniz. Bu kademeli değişiklik, bir kaç morfolojik özelliğe dayalı oluşturulan filogenetik analizin gösterdiği gibi, dardan genişe doğru bir filogenetik seri oluşturmaktadır (Grimaldi 1987'den).

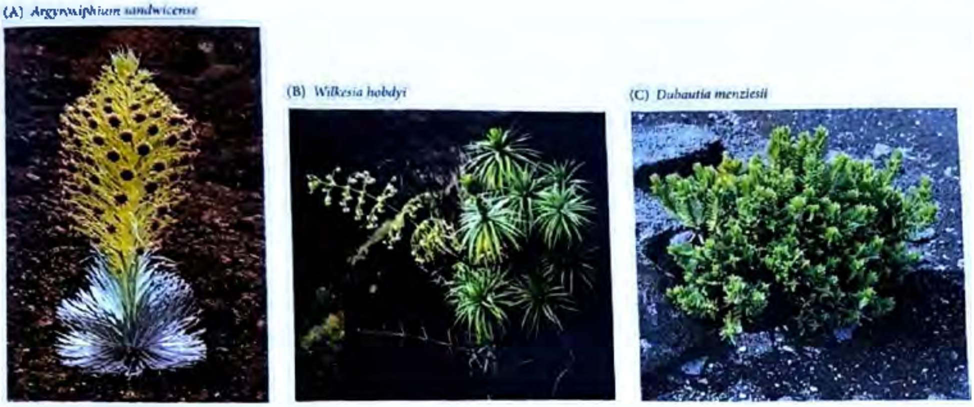
Çoğu Gruplar Uyumsal Yayılım Gösterirler

Önceki bölümde anlatıldığı gibi evrimsel yayılım kısa bir zaman süresinde birkaç yakın soy hattının geçirdiği farklılaştırıcı evrimdir. Çoğu durumda, soy hatları değişik yaşam biçimleri için değişikliğe uğrarlar ve bu evrimsel açılım uyumsal açılım olarak isimlendirilmektedir (Schluter 2000). Evrimsel yayılım öğelerinin karakteristik özellikleri genellikle tek bir yöne doğru eğilim göstermezler. Evrimsel yayılım büyük bir olasılıkla, sürekli yönlendirilmiş evrimsel eğilimler yerine uzun-dönemde gerçekleşen evrimin en yaygın modelidir.

Çeşitli uyumsal açılımlar yoğun bir şekilde çalışılmış ve evrim ile ilgili çok sayıda yayında kullanılmıştır. En meşhur örnek Darwin'in Galapagos takım adalarındaki ispinoz kuşlarının uyumsal açılımıdır. Bu ispinozların hepsi Güney Amerika'dan takım adalara göç etmiş tek bir atadan türemiştir ve değişik besinlere uyum sağla-



Şekil 3.22 Darwin'in ispinoz kuşlarının Galapagos ve Cocos adalarındaki uyumsal yayılımları. Bu türlerin gagaları farklı beslenme yaşam alanlarına uyarlanmıştır (Schluter 2000 ve Burns vd. 2002'den).



Şekil 3.23 Hawaii'ye özgü *Argyroxiphium* birliğinin farklı büyüme biçimleri gösteren bazı üyeleri (A) *Argyroxiphium sandwicense*, çiçeklenme (buradaki gibi) dönemi dışında gövdesi olmayan bir rozet bitki. (B) *Wilkesia hobdyi*, gövdeli bir rozet bitki. (C) *Dubautia menziesii*, küçük bir çalı. (A, foto Elizabeth N. Orians'dan; B, foto Gerald D. Carr'dan; C, foto Noble Procter/Photo Researchers, Inc.).

yan farklı gaga biçimleri ile birbirlerinden ayrılmaktadır. *Geospiza*'nın farklı türleri, büyüklükleri ve sertlikleri değişen tohumlarla beslenmektedir. Diğer cinsler ise, odundan böcekleri kazıyan *Camarhynchus*, nektar ve böceklerle beslenen *Certhidea* ve bir türü yarıklardaki böcekleri kaktüs iğnesi kullanarak çıkaran *Cactospiza*'lardır (Şekil 3.22).

Göreceli olarak birkaç çeşit bitki ve hayvan grubu Hawaii adalarına göç etmekle beraber oraya yerleşenler uyumsal açılımlar kazanmışlardır. Örneğin, Hawaii adalarında Drosophila'ların 800'den fazla türü bulunmaktadır. Bunlar morfolojileri ve cinsel davranışları yönünden dünyadaki tüm Drosophila'lardan daha çok çeşitlidir (Carson ve Kaneshiro 1976). Türlerin çoğu farklı çiftleşme davranışları ile ilgili ilginç ağız, bacak ve anten modifikasyonlarına sahiptir. Bitki örtüsü açısından, Hawaii'ye özgü *Argyroxiphium* ve akrabaları, ayçiçeği familyasından yakın-akraba üç bitki cinsi lav kayalarından nemli ormanlara yayılmışlar ve bunların yetişkin formları çalı, sarmaşık, ağaç ve çim olabilmektedir (Şekil 3.23). Bu büyük farklılıklara rağmen bunların çoğu çaprazlandıklarında verimli melezler üretebilmektedir (Carlquist vd. 2003).

Doğu Afrika'daki Büyük Göl (Great Lakes)'de bulunan *siklit* balıkları en fazla görülmeye değer bazı uyumsal açılımları geçirmişlerdir (Kornfield ve Smith 2000). Victoria Gölü 200 den fazla türe, Tanganyika Gölü en az 140 ve Malawi Gölü 500 den fazla, belki de 1000 kadar tür içermektedir. Her bir göldeki türler renkleri, vücut formları, çene ve diş formları açısından büyük değişiklikler göstermektedir ve dolayısıyla bunlar beslenme alışkanlığı bakımından da farklılaşmışlardır. Özellikle böceklerle, yosunlarla, fitoplanktonlarla, zooplanktonlarla, yumuşakçalarla, küçük ve iri balıklarla, hayvan ve bitki atıkları ile beslenenler bulunmaktadır. Bazı türler diğer balıkların pulları ile beslenirler ve hatta bir tanesi diğer balıkların gözlerini oyarak korkunç bir beslenme alışkanlığı göstermektedir. Bazı yakın türlerin dişleri, bazı familyalara ait balıkların dişlerine göre daha fazla farklılık göstermektedir. Her bir göldeki türler birer monofiletik gruptur ve çok hızlı bir şekilde ayrımlaşmışlardır.



Şekil 3.24 Afrika Büyük Gölü Cichlidae balıklarının farklı baş şekillerine örnekler. Morfolojideki farklılıklar beslenme şekli ve diyetteki farklılıklarla bağlantılıdır. (Fryer ve Iles 1972'den).

Özet

1. Canlıların geleneksel sınıflandırmaları hem dallanma (Filogeni) hem de fenotipik ayrımı yansıtacak şekilde düzenlenmektedir. Modern sistematikçilerin çoğu filogenetik ilişkiyi ve bütün yüksek taksonları monofiletik grup olarak kabul eden "kladistik pozisyonu" benimsemişlerdir.
2. Filogenetik analizler yaşamın dallanma geçmişinin yanı sıra çok sayıda kullanıma sahiptir. Önemlilerden bir tanesi, diğer verilerden faydalanarak bir filogenideki özellik durumunda olan en yalın değişiklikleri haritalayarak ilginç özelliklerin evrimsel geçmişlerini belirlemektir. Bu şekildeki sistematik çalışmalar özellik evriminin genel modelleri ve ilkeleri hakkında bilgi vermektedir.
3. Yeni özellikler hemen hemen tamamen önceki özelliklerden evrimleşmektedir.
4. Evrimde yaygın olan homoplasi genellikle farklı soy hatlarındaki benzer adaptasyonların bir sonucudur. Daralan evrim, paralel ve geri evrimi kapsamaktadır.
5. Çok sayıdaki vücut kısımlarında farklı özellikler farklı hızlarda azar azar evrimleşmektedir. Korunan özellikler uzun zaman dilimlerinde hiç ya da çok az değişiklik içeren özelliklerdir; diğer özellikler ise hızlı ve çok farklı şekilde bir soy hattında evrimleşenlerdir. Bu fenomen mozaik evrim olarak adlandırılmaktadır.
6. Yakın türler arasındaki farklılıklar, büyük farklılıkların genellikle kademeli olarak küçük adımlarla evrimleştiklerini göstermektedir. Bu model yaygın olmasına rağmen evrensel olmayabilir.
7. Yapısal değişiklikler sıklıkla bir özelliğin fonksiyonundaki değişiklikle ilişkilidir. Farklı yapılar modifiye olarak farklı soy hatlarında benzer görevleri üstlenebilmektedir.
8. Morfolojik özelliklerin evrimi onların gelişiminde değişiklikler içermektedir. Bu şekildeki evrimsel değişiklikler; tekrarlanan yapıların bireyselleşmesini, gelişimsel olayların zamansal (Heterokroni) ya da yersel (Heterotopi) değişikliklerini ve yapıların kompleksliklerindeki artış ya da azalışı içermektedir. Alometrik büyümeden dolayı heterokroni çoğunlukla bir özelliğin biçiminin değişmesi ile sonuçlanabilmektedir.
9. Bir özelliğin evrimindeki eğilim filogenetik analizler ile belgelenebilmektedir. Evrimsel eğilimler tek bir soy hattında ya da farklı soy hatlarında tekrar tekrar meydana gelebilmektedir.
10. Bir uyumsal açılımda, yakın olan birkaç soy hattı nispeten kısa bir zaman diliminde doğabilmekte ve bunlar farklı habitatlara ya da yaşam biçimlerine adaptasyonla birlikte çok farklı yönlere doğru evrimleşebilmektedir.

Terimler ve Kavramlar

alometri
ana grup
anagenesiz
benzeşiklik (benzeşik özellikler)
benzeştirme (benzeştirici evrim)
bireyselleşme
dal
evrim modelleri
evrimsel eğilim
evrimsel geri dönüş
heterokroni
heterotopi
homoplasi
kladistik
kladogenesiz
kladogram
korunan özellikler
monofiletik
mozaik evrim
neoteni
parafiletik
paralelizim (paralel evrim)
pedomorfoz
peramorfoz
polifiletik
progenesiz
türemiş grup
uyumsal yayılım (adaptive radiation)

İleri Okuma Önerileri

Çok sayıda kitap ve diğer kaynaklar bu bölümde anlatılan çok sayıdaki konudan sadece bazılarını içermektedir. Filogenetik kapsamda anlatılmamasına rağmen, evrim modellerinin iyi bir anlatımı *Bernhard Rensch'in Evolution above the species level (Columbia University Press, New York, 1959)* adlı kitabında verilmiştir.

Evrim ve ekolojiyi çalışmak için filogeninin kapsamlı bir kullanımı için: *D. R. Brooks and D. A. McLennan'ın The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery (University of Chicago Press, 2002)* ve *D. J. Futuyma "The fruit of the tree of life: Insights into evolution and ecology" (pp. 25-39 in Assembling the tree life, J. Cracraft and M. J. Donoghue , eds., Oxford University Press, New York, 2004)* adlı kitaplara bkz.

Morfolojik evrimin erken tarihinin gelişim kavramı içerisinde yorumlanması aşağıdaki kaynaklarda işlenmiştir: *Stephen Jay Gould Ontogeny and phylogeny (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1977); M. L. McKinney ad K. J. McNamara in Heterochrony : The evolution of ontogeny (Plenum, New York, 1991) ve R.A. Raff in The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form (University f Chicago Press, 1996).* Homolojinin doğası hakkında *G. P. Wagner "The biological homology concept" (Annual Review of Ecology and Systematics 20: 51-69, 1989).*

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Bölüm 2'deki Problem 1'de aşağıdaki DNA dizilerine bağlı olarak sizden 1, 2 ve 3 nolu türlerin filogenisini hesaplamanız istenmişti:

   (1) GCTGATGAGT (2) ATCAATGAGT (3) GTTGCAACGT (4) GTCAATGACA

   4 nolu tür bir dış gruptur. Farz edelim ki türler eşleşme sistemlerinde farklılaşmış primatlardır: 1 ve 2 nolu türler monogamik, 3 ve 4 nolu türler ise poligamiktir. Biz yine biliyoruz ki diğer bir poligamik tür olan 5 nolu tür, 1-4'ün birbirlerine olduğundan daha uzak akrabadır. Filogenetik geçmişin en iyi kestirimine göre, eşleşme sistemlerinin evrimleşme tarihi tahminen ne olabilir?
2. Taşıl kaydının bulunmadığı bir durumda, evrimsel soy hatları arasında ayrılma (tür sayısında artış) hızında farklılık olup olmadığını filogenetik analiz bize nasıl söyleyebilir?
3. Şekil 3.14'de gösterilen üç yakın akraba balık ailesinde, filogenetik analizlerden faydalanarak, hangi çene formunun atasal, hangisinin türemiş olduğunu nasıl belirleyebilirsiniz? Hangi bilgilere ihtiyaç duyabilirsiniz?
4. Türü tükenmiş olan İrlanda geyiklerinin boynuzları (Şekil 3.17) o kadar genişti ki, bazı paleontologlar boynuzların çok kullanışsız olduklarını ve onların avcılarından kaçmalarına engel teşkil ettikleri için türlerinin yok olduklarını öne sürmüştür. Bazı biyologlar ise bu büyük boynuzların niçin evrimleştiklerini merak etmişler ve bazıları büyük boynuzlu erkeklerin diğer erkeklerle girdikleri kavgaları kazanarak, eşleşme için önemli avantaj kazanmış olabileceklerini öne sürmüştür. Stephen Jay Gould (1974), geyik türleri arasında verilen boynuz ve vücut boyutları arasındaki alometrik bağlantıyı hesaplayarak, İrlanda geyiklerinin boynuzlarının büyüklüğünün böyle iri geyiklerde olması gerektiği gibi olduğunu hesaplamıştır. Eğer, boynuz büyüklüğü vücut boyutuna paralel büyümenin bir sonucu ise, İrlanda geyiklerinin büyük boynuzlarını bu geyiklerin iri vücutlarına bir uyumsal üstünlük olarak düşünmek gerekli midir? Ve böyle bir korelasyon, doğal seleksiyonun, boynuzların bu kadar büyümesine engel olmayarak türün yok olmasına sebep olduğu anlamına mı gelmektedir?
5. Bir önceki soru evrimsel modelleri açıklarken ortaya çıkan evrimsel mekanizmalar hakkındaki soruları örneklemiştir. Aşağıda verilen her bir evrimsel model için doğabilecek evrimsel mekanizmalar hakkında sorular hazırlayınız: (*a*) farklı yapıların benzer uyumsal işlevleri başarmak için değişimleri (Şekil 3.10 gibi); (*b*) evrimsel akımlar (Şekil 3.21 gibi); (*c*) evrimsel geri dönüşüm (*Amphignathodon* kurbağalarında alt çene dişleri gibi).
6. İnsan genomunun ilk analizleri filogenetik ve evrimsel bakış açısından çok sayıda önemli bilgiler sunmuştur. Bu analizleri (International Human Genome Sequencing Consortium 2001, Venter vd. 2001) ya da benzer yorumları okuduktan sonra, filogenetik analizlerin yardımı ile çözülebilecek insan genomu hakkında beş soru hazırlayınız.
7. Bu bölümün başlangıç sayfalarında, filogenetik bilginin evrimsel modelleri açıklamak için temel oldukları belirtilmiştir, fakat bu modellerin bazı örnekleri filogenetik ağaçlar verilmeden açıklanmıştır. Aşağıdaki örnekleri düşünün ve hangi filogenetik kanıtın ya da sonucun cevapsız bırakıldığını tartışın: (*a*) kurbağaların erken evriminde kaybolan alt çene dişleri, bir cinste (*Amphignathodon*) yeniden kazanılmıştır. (*b*) Pentadaktil (beş parmaklılık) insanlarda ve timsahlarda homologdur. (*c*) Bir arının iğnesi yumurta borusundan türemiştir, fakat yapı ve işlev olarak değişmiştir. (*d*) dişler, memelilerin evriminde bireyselleşmiştir, fakat bu model balinalarda geriye dönüştür. (*e*) Paedomorfoz semenderlerde türemiş (atasal değil) bir durumdur.

4

Evrimin Taşıl Kayıtları

Günümüzde yaşayan canlılardan elde edilen bilgilerle evrim tarihinin bir kısmına ulaşıldıysa da, bu tarihin gerçek kanıtlarına, yalnızca taşıl kayıtlarını çalışan bilim adamları olan taşılbilimciler (paleontolog) ulaşabilirler. Günümüzde yaşayan çeşitli primatların anatomileri arasındaki farklılıkları ve benzerlikleri gözlemleyebilir, ölçebilir ve kaydedebiliriz. Bu gözlemler sonucunda, örneğin, insanın soyağacında oluşan değişimleri ortaya koyabiliriz. Fakat taşıllar üzerine yapılan araştırmalar evrim tarihinin ayrıntılarını, insan ya da insansı (hominin) soyunun iri insansı maymunlardan ayrıldığını belgeler.



***Australopithecus afarensis*'in iskeletsel kalıntıları.** "Lucy" takma adlı bu ünlü örnek, olağandışı bir şekilde eksiksiz korunmuştur. Lucy gibi taşılları çalışmak, bilim adamlarının, insan soyunun evrimsel tarihini belgelemelerine olanak sağlar. (Fotoğraf © Doğa Tarihi Müzesi, Londra)

Taşıl kayıtları bizlere, yaşayan döller bırakmamış sayısız yaratığın varlığını; büyük yok oluş ve farklılaşma olaylarını; ve canlıların günümüzdeki dağılımını açıklayan kıta ve canlı hareketlerini anlatır. Sadece bu kayıtlardan, evrimsel olayların mutlak zaman ölçeğini ve ayrıca onların ortaya çıktığı çevresel koşulların kanıtlarını elde edebiliriz.

Taşıl kayıtları, özellikle iki önemli konu üzerine ipuçları verir: belirli soy hatlarında fenotipik dönüşümler ve zaman içinde biyolojik çeşitlilikteki değişimler. Bu konulardan ilki bu bölümün başlıca konusudur.

Bazı Jeolojik Temeller

Kaya oluşumu

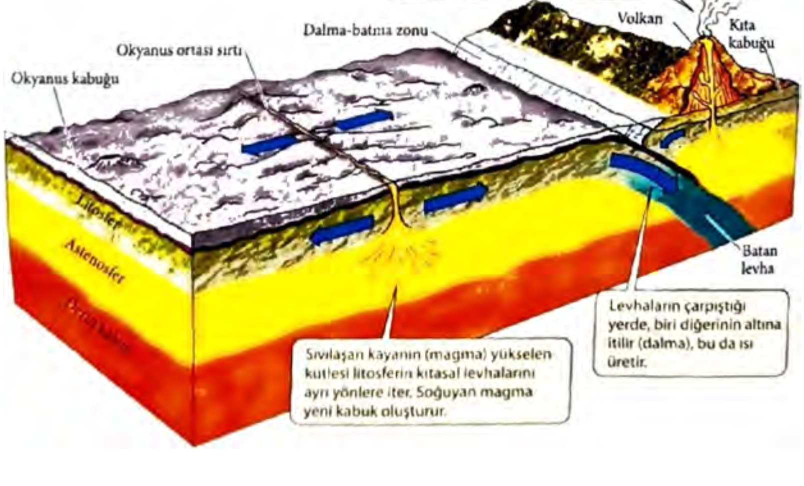
Yerküre yüzeyindeki kayalar, yerkürenin derinliklerinden püskürmüş ergimiş malzemeden (magma) meydana gelmiştir. Bu püskürme oluşumlarının bazıları volkanlar aracılığıyla olur, ama çoğu kaya, okyanus ortası sırtlarda, yeni yer kabuğu oluşumları olarak meydana gelir (bkz. Şekil 4.1). Bu şekilde oluşan kayalar MAGMATİK (latince "ateşten") kaya olarak adlandırılırlar. TORTUL kayaları (sedimentary rocks; Latince-"çökelme" "batma") tortulların depolanması ve katılaşması ile oluşur. Tortullar genelde ya yaşlı kayaların parçalanması ile ya da sudaki minerallerin yoğunlaşması ile oluşurlar. Yüksek ısı ve basınç, magmatik ve tortul kayaların her ikisini de değiştirir ve BAŞKALAŞMIŞ (Yunanca- "biçim değişikliği") kayalarını oluşturur.

Taşılların çoğu tortul kayalarda bulunur; taşıllar asla magmatik kayalarda bulunmazlar ve başkalaşım kayalarının içindekiler de genellikle tanınamayacak kadar değişmişlerdir. Örneğin kehribar (taşıllaşmış bitki reçinesi) içindeki böcekler, ve buzul içindeki donmuş bazı mamutlar gibi çok az taşıl değişik şekillerde korunmuşlardır.

Levha tektoniği

Alfred Wegener kıtaların kayması fikrini ilk olarak 1915'de ortaya attı. Birçok jeolog bu fikri ancak 1960'lı yıllardan sonra kabul etti. Hem gerçek, tanımlanmış kanıtların bulunması, hem de kıtaların kaymasını açıklayacak teorik mekanizmaların ortaya konması, çoğu jeoloğu bu teorinin gerçekçiliğine ikna etti. Levha tektoniği kuramı jeolojide devrim yarattı.

Hem karaların ve hem de okyanusların altındaki kabuğu içine alan, yerkürenin en dış sert kısmı litosfer, alttaki daha ağır ve plastik astenosferin üzerinde hareket eden sekiz ana ve birçok küçük LEVHA'dan oluşmuştur. Yerkürenin merkezindeki ısı, astenosferdeki konveksiyon hücrelerini oluşturur. Atlantik okyanusunun tabanında uzunlamasına uzanan okyanus ortası sırt gibi bazı bölgelerde magma astenosferden yüzeye doğru yükselerek soğur ve dışa doğru yayılarak yeni yerkabuğunu oluşturur, var olan levhaları da her iki yana doğru iter (Şekil 4.1). Levhalar yılda 5-10 cm. lik bir hızla hareket ederler. İki levhanın bir araya geldiği yerde, birinin yaklaşan kenarı diğerinin altına doğru dalması için sıkıştırılır (DALMA olarak bilinen doğa olayıdır), ve astenosferle tekrar birleşir. Bu çarpışmalardan oluşan basınç, dağ oluşumlarının temel nedenidir. Levha, magmanın astenosferden yükseldiği "sıcak nokta" üzerinde hareket ettiği zaman, volkanlar oluşabilir ya da kıta yarılıp birbirinden kopabilir. Doğu Afrika'daki büyük göller, böyle yarılma vadilerinde bulunur; Hawai adaları da, Pasifik levhasının sıcak nokta üzerinde hareket etmesi ile oluşan bir volkan zinciridir (bkz. Bölüm 6).

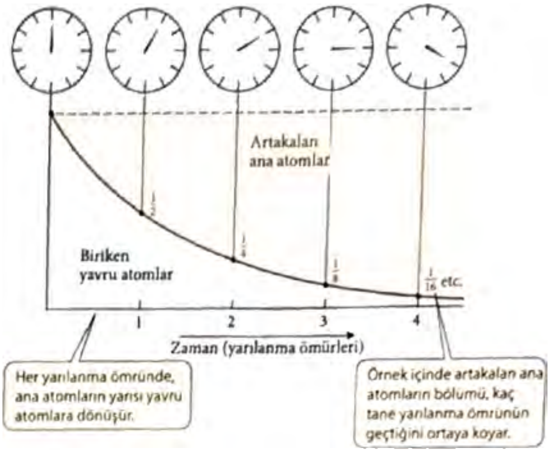


Şekil. 4.1 Levha tektoniği süreçleri. Okyanus ortası sırtlarından yükselen magma yeni litosfer oluşturur ve önceden var olan levhaları iki yana iter. Hareket eden litosferik levhalar karşılaştıklarında, dalma-batma çukurluğunda biri diğerinin altına dalar ve çoğu kez depremlerin ve dağların oluşmasına neden olurlar. Dalma-batma olayının ürettiği ısı, litosferi eritir, volkanik faaliyetlere neden olur.

Jeolojik zaman

Gökbilimciler, evrenin 14 milyar yıl önce (1 milyar = 1.000 milyon) "büyük patlama" ile meydana geldiğini ve o zamandan beri merkezi bir noktadan sürekli olarak genişlediği ile ilgili kanıtlar toplamıştır. Yerküre ve güneş sisteminin geri kalanı, yaklaşık 4.6 milyar yıl yaşındadır. Ama yerküre üzerindeki bilinen en yaşlı kaya ise yaklaşık 3.8 milyar yıl yaşındadır. Canlılar 3,5 milyar yıldan beri vardır; hayvan yaşamı ile ilgili ilk kanıtların yaşı ise 800 milyon (0.8 milyar) yıl olarak saptanmıştır (bkz. Bölüm 5).

Bizim için bu zaman dilimini kavramak zordur. Bir benzetmeyle açıklarsak, eğer yerkürenin yaşı bir yıl ile tanımlanabilirse, ilk yaşam Mart ayının sonlarına doğru görünmüş, ilk deniz hayvanları Ekim ayının sonlarında yaşama başlamış, dinazorlar ise 26 Aralık'ta yok olmuş, insan ve şempaze soyları birbirinden 31 Aralık gece yarısından 13 saat önce ayrılmış ve İsa gece yarısından 13 saniye önce doğmuştur.



Şekil 4.2 Radyometrik yaş belirleme. Ana atomların kaybolması ve yavru atomların birikmesi sabit bir oranda oluşur. Her yarılanma ömründe—her element için özel olan zaman birimidir —ana atomlarının kalan yarısı yavru atomlara dönüşür. İki elementın göreceli sayısı kaç yarılanma ömrünün geçtiğini gösterir. (Eicher 1976'dan)

Jeolojik olayların "mutlak yaşı" çoğunlukla **radyometrik yaşlama** ile tespit edilebilir. Radyometrik yaşlama, magmatik kayalar içinde oluşan minerallerin içerdiği belirli radyoaktif elementlerin dönüşümü ile ölçülür. Radyoaktif ana atomlarının kararlı yavru atomlara dönüşmesi (örneğin, Uranyum-235'in Kurşun-207'e dönüşümü) sabit hızda oluşur, böylece her element belirli yarılanma ömrüne sahiptir. Örneğin, Uranyum 235'in yarılanma ömrü yaklaşık 0.7 milyar yıldır, bunun da her 0.7 milyar yıllık dönemde, dönem başında bulunan U-235 atomlarının yarısının Pb-207'ye dönüşeceği anlamına gelir. Böylece kaya örneğinin içindeki ana atom/yavru atom oranı, kayanın yaşının kestirilmesini sağlar (Şekil 4.2). Sadece magmatik kayaların yaşları radyometrik yaşlama methodu ile tespit edilebilir. Böylece taşıl içeren tortul kayaların yaşı, genç ve yaşlı magmatik oluşumların arasında sıkıştırılarak ve onların yaşlarıyla desteklenerek kestirilmelidir.

Radyoaktivitenin keşfinden çok önceleri—aslında Darwin zamanından önce - jeologlar, genç tortulların daha yaşlı kayaların üzerine çökelmesi prensipine dayanarak tortul kaya oluşumlarının göreceli yaşlarını (erken ve geç) saptadılar. Değişik zamanlarda çökelmiş tortul katmanlar **tabaka** olarak adlandırılır. Değişik tabakaların değişik özellikleri vardır ve çoğu kez, kısa zaman için devamlılık gösteren türlerin farklı taşıllarını içerirler. Bu taşıllar yaşadıkları zaman diliminin işaretidirler. Bu tür kanıtları kullanarak, jeologlar değişik bölgelerdeki aynı yaşta çökelmiş tabakaları denkleştirebilirler. Birçok bölgede, tortulların yığışımı sürekli değildir ve tortul kayalar erozyonla aşınırlar; nitekim herhangi bir alan çoğunlukla çok kesintili jeolojik kayda sahiptir. Genelde, jeolojik yaş bakımından eski olan kayalar taşıl bulguları bakımından daha fakirdir. Çünkü bu durumda, aşınma ve başkalaşım taşılları yok etme şansına daha fazla sahiptir.

Jeolojik zaman ölçeği

Jeolojik zaman cetvelinin birçok zaman ve dönemi (Tablo 4.1), Darwin'nin zamanından, evrim fikri kabul edilmeden önce, jeologlar tarafından adlanmış ve sıralanmıştır. Bu jeolojik zaman ve dönemler, farklı taşıllarla ayırt edildiler ve hala da taşıllarla kolayca tanınırlar. Hayvan varlığının bileşiminde, toplu yok olma olayları sonucu oluşan, büyük değişiklikler, zaman ve devirler arasındaki sınırları işaret eder. Bu sınırların mutlak yaşları sadece yaklaşık bir değerdir ve daha çok bilgi birikimi ile bazı küçük değişimlere uğrayabilirler. Fanerozoik (ilk hayvan çeşitliliğinin ortaya çıkması ile işaretlenmiştir), üç **zamana** ve bu zamanların hepsi de **dönemlere** bölünür. Genellikle bu bölünmelerden ve Senozoik'in bölündüğü **çağlardan** söz edeceğiz. Evrim çalışan her öğrenci, bu zamanların ve dönemlerin sırasını ve ayrıca Paleozoik zamanın (ve Kambriyen döneminin, 542 milyon yıl öncesi, ya da 542 Myö), Mesozoik zamanın (ve Triyas döneminin, 251 Myö), Senozoik zamanın (ve Tersiyer döneminin, 65.5 Myö), ve Pleistosen çağının (1.8 Myö) başlangıcı gibi birkaç önemli tarihi de ezberlemelidir.

Table 4.1 *Jeolojik zaman ölçeği*

Zaman	Dönem (kısaltmalar)	Çağ	Başlangıçtan günümüze milyon yıl	Temel olaylar
SENOZOİK	Kuaterner (Q)	Günümüz (Holosen)	0.01	Kıtalar günümüzde ki durumundadır; yinelenen buzullaşma ve deniz seviyesi düşüşleri; iri memelilerin ve iri kuşların yok olması; *Homo erectus* ve *Homo sapiens*'in evrimi; tarım ve uygarlıkların yükselişi.
		Pleistosen	1.8	
	Tersiyer (T)	Pliosen	5.3	Kıtalar hemen hemen günümüzdeki durumlarındadır; artan soğuk, kuru iklim; memelilerin, kuşların, yılanların, kapalı tohumlu bitkilerin, tozlaştıran böceklerin, kemikli balıkların yayılması
		Miyosen	23.0	
		Oligosen	33.9	
		Eosen	55.8	
		Paleosen	65.5	
MESOZOİK	Kretase (K)		145	Çoğu kıta birbirinden ayrılmıştır; dinozorların yayılımı sürmektedir; kapalı tohumlu bitkilerin, memelilerin, kuşların çeşitlenmesinde artış; dönem sonunda, en son ammonitleri ve dinozorları içeren toplu yok oluş
	Jura (J)		200	Kıtalar ayrılıyor; dinozorlar ve diğer "sürüngenlerin" çeşitliliği; ilk kuşlar; çok eski memeliler; "açık tohumlu" bitkilerin egemenliği; kapalı tohumlu bitkilerin evrimi; ammonit yayılımı; "Mesozoik denizel devrimi".
	Triyas (Tr)		251	Kıtalar birbirlerinden ayrılmaya başlar; denizel çeşitlilik artar; açık tohumlu bitkiler egemenliği; ilk dinozorları da içeren "sürüngenlerin" çeşitliliği; ilk memeliler.
PALEOZOİK	Permiyen (P)		299	Kıtalar Pangea'da birleşir; buzullaşma; düşük deniz seviyesi; "gelişmiş" balıklarda artış; böceklerin takımlarında çeşitlenme; amfibilerde azalma; memeli benzeri formları da kapsayan "sürüngenlerde" çeşitlenme; devrin sonunda, özellikle denizel yaşamda temel toplu yok oluş
	Karbonifer (C)		359	Gondwana kıtasının ve küçük kuzey kıtalarının oluşumu; ilk damarlı bitkilerin, özellikle lycopsids, sphenopsids, eğrelti otlarının çok geniş yayılımlı ormanları; kanatlı böceklerin ilk takımları; amphibilerin çeşitliliği; ilk sürüngenler.
	Devoniyen (D)		416	Kemikli balıkların çeşitlenmesi; trilobitlerde çeşitlenme; ammonoitlerin, amphibilerin, böceklerin, eğrelti otlarının, tohumlu bitkilerin ortaya çıkışı; devrin sonlarına doğru toplu yok oluş
	Siluriyen (S)		444	Çenesiz balıkların çeşitlenmesi; çeneli baklıkların (acanthodianlar, placodermler, Osteichthyes) ortaya çıkışı; en yaşlı karasal damarlı bitkiler, eklembacaklılar, böcekler
	Ordovisiyen (O)		488	Echinodermlerin, diğer omurgasız filumların, çenesiz balıkların omurgalılarının çeşitlenmesi; devrin sonlarında toplu yok oluş
	Kambriyen (€)		542	Denizel hayvanlarda çeşitlenme; göreceli olarak çok kısa zaman aralığında çoğu hayvan filumlarının ve birçok sınıfın ilk ortaya çıkışı; en ilkel çenesiz balık omurgalısı; yosun çeşitliliği
PROTEROZOİK			2500	En ilkel ökaryotlar (ca. 1900-1700 Myö); ökaryot aleminin ortaya çıkışı; hayvanların iz taşılları (yaklaşık. 1000 Myö); olasılıkla Cnidaria, Annelida, Arthropoda içeren çok hücreli hayvanların ca 640 Myö den itibaren ortaya çıkışları
ARKEEN			Alt sınır tanımlanmamıştır.	Uzak geçmişte yaşamın ortaya çıkması; yaklaşık 3500 Myö de ilk taşıl kanıtı; prokaryotların (bakterilerin) çeşitlenmesi; fotosentez ile oksijen üretilmesi, erken oksijen-fakir atmosferin değişmesi; havayla solunumun evrimi

Kaynak: Tarihler Uluslararası Stratigrafi Tablosundan alınmıştır (Uluslararası Stratigrafi Komisyonu, 2004)

Taşıl Kaydı

Belli yerlerde, taşıl kayıtlarının bazı kısa bölümleri, evrimsel geçmişin ayrıntısı ile ilgili bilgiler sağlar. Bazı canlı grupları, örneğin bol olarak bulunan, sert kavkılı planktonik protistler, olağanüstü iyi kayıt bırakmışlardır. Bununla birlikte, taşıl kayıtları genelde son derece eksiktir (Jablonski vd. 1986). Sonuç olarak, birçok türün ve daha yüksek taksonların kökenleri iyi bir şekilde belgelenmemiştir. Kökenlerin keşfedilme olasılığı çok düşük olsa da, bütüne bakıldığında, bilgilendirici kayıtlara sahip olduğumuz için şanslı olduğumuz söylenebilir.

Bu kayıtların, bu kadar az olmasının birkaç nedeni vardır. İlk olarak, çok ender olarak taşıllaşabilen birçok canlı vardır. Bunun nedeni, onların çok narin olmaları, ya da sert kısımlarının olmaması, ya da bozuşmanın hızlı olduğu nemli ormanlar gibi çevrelerde bulunmalarıdır. İkinci olarak, herhangi bir alandaki tortullar, genelde çok aralıklı olarak çökeldiklerinden, zaman içinde bu bölgede yaşayan türlerin sadece küçük bir bölümünü belirgin olarak içerirler. Üçüncü olarak, eğer taşıllar oluştuysa, taşıl içeren tortullar öncelikle katılaşarak kayaya dönüşmelidir; kaya aşınmadan, başkalaşmadan, ve kıtaların altına dalmadan milyonlarca yıl kalabilmeli; ve sonra kaya yüzeye çıkmalı ve paleontologların erişebileceği duruma gelmelidir. Sonuçta, ilgilenilen canlının evrimsel değişimi aynı zamanda oluşan tabakaların bulunduğu diğer birkaç yerde bulunmayabilir; göç ettikten sonra başka bir yerde yeni karakterlerle evrimleşen tür tamamen gelişerek, yöresel kayıtlarda ortaya çıkabilir.

Yaklaşık 250,000 tanımlanmış taşıl türü geçmişte yaşamış türlerin %1 den azını temsil eder. Taşıl kayıtlarının aşırı eksik olduğunu biliyoruz. Çünkü (1) birçok zaman dilimi, tüm dünyada birkaç tortul kaya birimiyle temsil edilir; (2) bu arada varlıklarını sürdürüyor olmaları gerekse de birçok soy hattı sadece çok geniş aralıklı zaman dilimleri ile temsil edilir; (3) birçok iri, göze çarpan soyu tükenmiş tür, sadece bir ya da birkaç örnekten bilinir; ve (4) yeni taşıl taksonlar sabit bir oranda keşfedilir ve bu da, daha birçok formun henüz keşfedilmediğini göstermektedir.

Taşıl kaydı ile ilgili sorulabilecek en temel iki sorudan birincisi, taşıl kanıtı değişerek türeme yoluyla evrime bir kanıt sağlayabilir mi ve ikinci olarak Darwin'nin ileri sürdüğü gibi evrim dereceli midir değil midir? Birinci sorunun yanıtı ileride verilen örnekte ki gibi açıkça "evet" dir. Gerçi taşıl kayıtları dereceli değişime birçok örnek sağlamakta ise de, bazı özelliklerin büyük ve kesintili değişiklikler göstererek evrimleştiği olasılığını göz ardı edemeyiz.

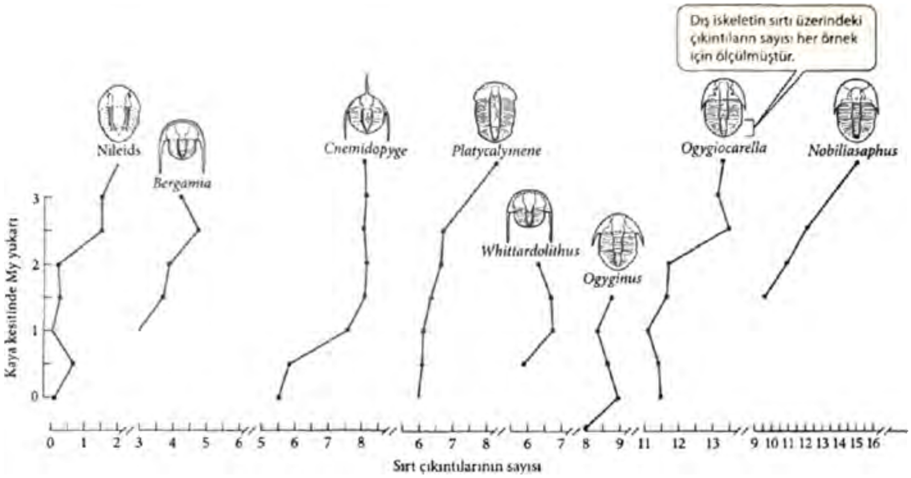
Tür içindeki evrimsel değişimler

Ayrıntılı ve sürekli tortul kaya kayıtlarının sadece kısa jeolojik zaman dilimlerini kapsadığı sanılabilir. Bunun gibi bazı kayıtlar, tek olarak evrimleşmiş soyhatları içindeki—tek tür—değişimin geçmişini korumuştur. Bunun gibi birçok durumda, özellikler dereceli değişime yönelirler (Levinton 2001). Örneğin, Ordovisyen trilobitlerinin sekiz soyunda dış iskeletlerinin sırtın arka kısmındaki çıkıntıların sayısı dereceli olarak artar. (Şekil 4.3; Sheldon 1987).

Alışılmışın dışında ayrıntılı bir çalışmada, Micheal Bell vd. (1985), yıllık depolanan 110,000 yıl yaşındaki kayalar içinde bulunan Miyosen dikenlibalık taşıllarını, *Gasterosteus doryssus*, çalıştılar. Yaklaşık 5000 yıl aralıklarla çökelen katmanlardan örnekler aldılar. İnceledikleri özelliklerden üçü, hemen hemen birbirinden bağımsız ve dereceli olarak değişiklik gösterdi (Şekil 4.4A). Ayrıca bu özelliklerden ikisi, zaman içinde bir noktada bir anda değişti. Bu değişim, yerel populasyonun yok olmasından ve bu özelliklerin farklı olduğu başka bir populasyonun, görünüşe göre farklı bir türün göç etmesinden kaynaklandı. (Şekil 4.4B). Örnekler arasındaki 5000 yıllık aralık normal insan standartlarında uzun bir zaman dilimidir, fakat jeolojik zaman standardında alışılmışın dışında ince bir ölçektir.

Yüksek taksonların kökeni

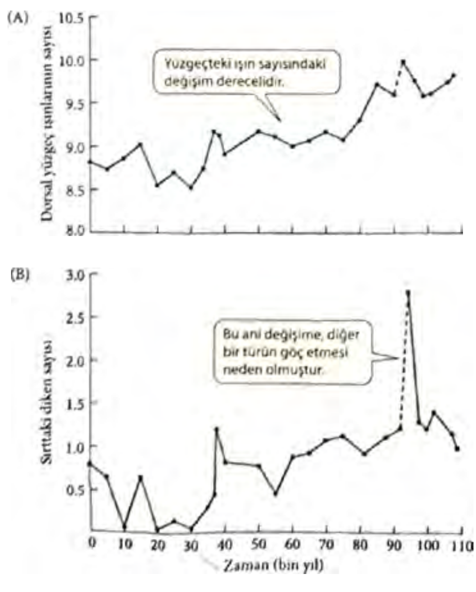
Bu bölümde, makroevrim değişimlerine, diğer bir deyişle—yüksek taksonların jeolojik zamanın uzun dönemleri boyunca ortaya çıkmasıyla ilgili bazı örnekler su-



Şekil 4.3 Trilobitlerin sekiz soyundaki sırtaki çıkıntıların ortalama sayısındaki değişimler. Birçok soyda düzensiz fakat dereceli bir değişim görünür. (Sheldon 1987'den)

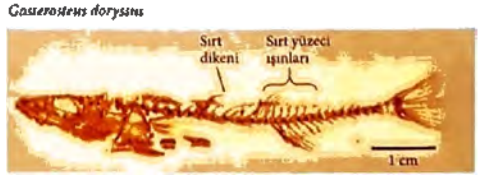
nulacaktır. Bu örnekler, 2. Bölümde tanıtılmış olan benzeşiklik (homoloji), işlevle birlikte yapılardaki değişim, ve mozayik evrim, gibi birkaç önemli ilkeyi örneklerle ve şekillerle açıklamaktadır. Bundan başka, "taşıl kayıtları makroevrimi belgelemeyi başaramamıştır" fikrini savunan antievrimcilerin iddiasını yalanlar. Biyoloji eğitimi alan herhangi bir kişi böyle savlara bu gibi örneklerle karşı çıkmalıdır.

Bazı durumlarda, zaman içinde gözlenen taksonlar serisi birçok özellikteki değişimi belgeler. Diğer durumlarda ise, sadece bir ya da birkaç anahtar ara form vardır. Bu gibi örneklerde, takson keşfedilmeden önce dahi taksonun kökenindeki geçiş aşamasını temsil eden ara taşılı ayırt edebiliriz. Bu taksonun, bazı özellikleri, atasal ve türemiş özellik durumlarının filiogenetik anlayışına dayanarak öngörülebilir. Örneğin, E. O. Wilson, M. F. Carpenter ve W. L. Brown, yaşayan karıncaların ilkel türleri ve ilişkili oldukları yaban arısı aileleri arasındaki karşılaştırmaya dayanarak, karıncaların atalarının bazı özelliklere sahip olmaları gerektiğini varsayımışlardır. Bu yazarların ortaya koydukları hipotezin yayınlanmasından birkaç yıl sonra, önceden bilinen taşıl karıncalardan daha yaşlı olan Kretase karıncaları amber



Şekil 4.4 Dikenli balık taşılı, *Gasterosteus doryssus*'taki (aşağıdaki fotoğraf) özelliklerin ortalama değerlerindeki değişim. Çalışılan beş özellikten, sırt ışınsal yüzgecini (A) içeren üç özellik bağımsız, dereceli değişim; iki karakterden biri olan sırt diken sayısı da (B) ani değişim gösterir. Değerler 110.000 yıllık zaman diliminden 5000 yıllık aralıklar için verilmiştir (Bell vd. 1985; fotoğraf M. Bell'in izniyle).

Gasterosteus doryssus

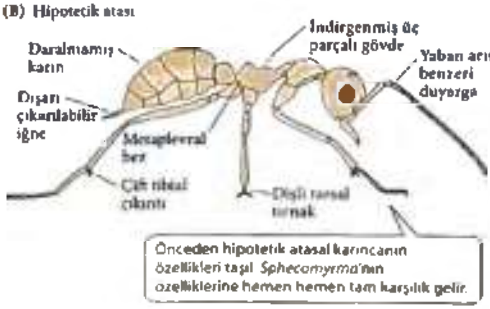


(A) *Sphecomyrma freyi*



Şekil 4.5 Taşıl, evrim hipotezinin doğrulanmasına yardım edebilir. (A) günümüz karıncaları ve yaban arısı (ki karıncaların bunlardan evrimleştiği düşünülür) arasındaki köprüyü kuran amber içinde taşıllaşmış orta Kretase karıncası, *Sphecomyrma freyi*. (B) *Sphecomyrma* özellikleri ile uyuşan karıncaların önceden hipotetik atasının özellikleri. (A. E. O. Wilson'nın izniyle; B. Wilson vd. 1967.)

(B) Hipotetik atası

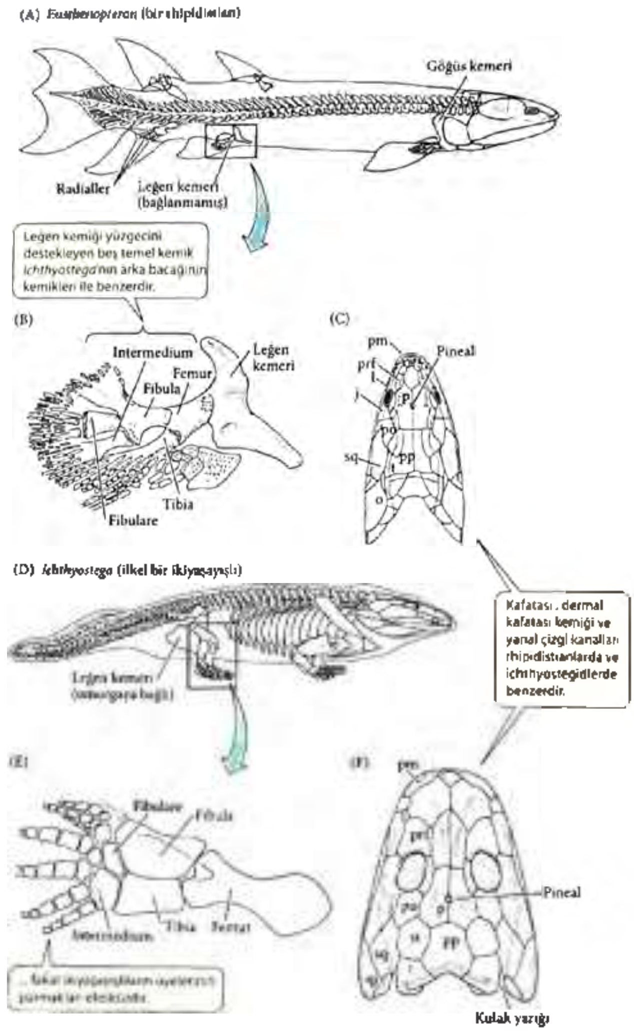


içinde korunmuş olarak bulunmuş ve öngörülen hemen hemen bütün morfolojik özelliklerin karşılığı bulunmuştur (Şekil 4.5).

İKİ YAŞAYIŞLILARIN (AMFİBİ) KÖKENİ. Sarcopterygii ya da lob-yüzgeçli balıklar, yaklaşık 408 milyar yıl önce Erken Devoniyen zamanında ortaya çıktılar. Bu grup, yok olmuş gruplardan rhipidistianlar gibi, akciğerli balıkları ve birkaç tanesi hala bugünde yaşamakta olan kölekantları içerir (Şekil 4.6A-C). Rhipidistianlar yumuşak ve birkaç iri kemikten oluşan iskeleti olan yüzgeçlerle birlikte, kuyruk yüzgecine de sahipti (Şekil 4.6.A). Kafatası, hareket edebilen iki birim içerirdi ve çizgisel yanal kanallı dermal kemik ile çevrelenirdi (Şekil 4.6.C). Birkaç kafatası kemiğinden çıkan dişler ve çeneyi oluşturan birkaç kemik, farklı iç yapıya sahipti. Rhipidistianlar solungaç ve akciğerlerin ikisine de sahipti.

İlk tam amfibiler, Grönland adasının engeç Devoniyen döneminden kalma ichthyostegiddir (örneğin, *Ichthyostega*; Şekil 4.6D-F). Bunlar, kuyruk yüzgeci, dermal kafatası kemiği, ve çizgisel yanal kanalları, dişlerin yapı ve dağılımı gibi hemen hemen her yönden rhipidistianlarla aynı özelliklere sahipti. Ana farklılık onların iri göğüs ve leğen kemerlerinin (Şekil 4.6A ve 4.6D, karşılaştırınız) olması ve tamamen gelişmiş tetrapod üyelerinin bulunmasıdır. Ekleme yakın olan üye kemiği doğrudan rhipidistianlarınkinine benzer şekildedir (Şekil 4.6B ve 4.6E, karşılaştırınız). Fakat bunların belirgin parmakları vardır. İchthyostegidler sucul hayvanlardı ve sonradan ortaya çıkan, beş ya da daha az parmakları olan dört üyeli omurgalılara hemen hemen hiç benzemeyen bir şekilde, parmak sayıları büyük ve değişkendi (Clack 2000a). Daha karasal olan formlar, ichthyostegidler ve sonraki beş parmaklı, üyeleri karada yürümeye daha iyi uyum sağlamış amfibiyenlerle bağlantı oluşturdular. Bunlar, yakın zamanda, yaklaşık 13 milyon yıl önce depolanmış kayaların içinden tanımlanmıştır (Clack 2002b). İchthyostegidler, genellikle, çok önemli yüksek taksonlara (Amfibiyen ve Tetrapoda, ya da dört ayaklı omurgalılar) iyi örnek oluştururlar. Rhipidistianlarla ichthyostegidler arasında ki geçiş formları mozayik evrimleşmeye (üyeler, kafatası ya da dişlerden daha hızlı evrimleşmiştir) ve bireysel özelliklerin dereceli değişimine (üyeleri, lob-yüzgeçli balıkların ki ile daha sonraki amfibiler arasında geçiş oluşturur) işaret ederler.

KUŞLARIN KÖKENİ. Kuşların kökenini çalışmış olan hemen herkes, artık kuşların dinazor oldukları konusunda artık hemfikirdir. Uzak geçmişte değil kuşlar (sınıf Aves'e konana kadar) tüyleri ile tanımlanırlardı. Fakat yakın geçmişte Çin'de keşfedilen birçok sıradışı taşıl nedeniyle kuşlar ve dinazorlar arasında yapılan bu ayrımın keyfi olduğu anlaşıldı. (Chiappe ve Dyke 2002; Xu vd. 2003).

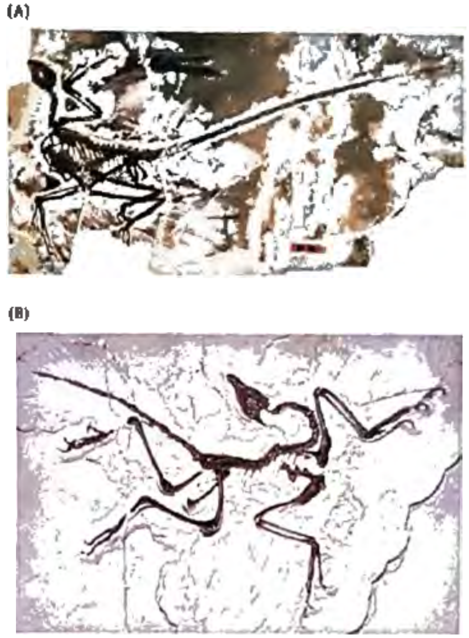


Şekil 4.6 (A-C) *Eusthenopteron*, tetrapodların türediği lob-yüzgeçli balıkların (Rhipidistia) bir üyesi (A) İskelet ve yeniden oluşturulmuş taslak. (B) Leğen kemiği yüzgeci ve leğen kemiği kemeri. (C) Kafatasının tepeden görünüşü. Noktalı çizgiler, yanal çizgi sistemiyle birlikte bulunan kanallardır. (D-F) *Ichthyostega*, Devoniyen labryrinthodont ikiyaşayışlısı (amfibi). Gerçi ikiyaşayışlılarda ayak ve leğen kemiği kemeri (E) iyi gelişmiş ise de birçok özellikleri, bilhassa kafatası (F) özellikleri rhipidistian balıklarınkine çok benzer. İkiyaşayışlıların burnu uzundur ve rhipidistian'ların çoğunda solungaç kapağı kemikleri (örneğin, C deki "o" kemiği) yoktur; bunun dışında kafatasları çok benzerdir. Kemikler karşılaştırmak için işaretlenmiştir: j, jugal; l, lacrimal; o, solungaç kapak kemiği (operculum); p, yan kafa kemiği (parietal); pm, çevresel/dış üst çene kemiği (premaxilla); po, göz çukurundan sonra gelen kemik (postorbital); pp, parietalden sonra gelen kemik (postparietal); prf, ön alın kemiği (prefrontal); qj, dörtgen elmacık kemeri kemiği (quadratojugal) sq, squamosal; st, kulağın üstündeki ve önündeki kemik (supratemporal); t, tabular. (A, B Andrews and Westoll 1970'den; C Moy-Thomas and Miles 1971'den; D Jarvik 1955'den; E Coates and Clack 1990'den; F Jarvik 1980'den alınmıştır.)

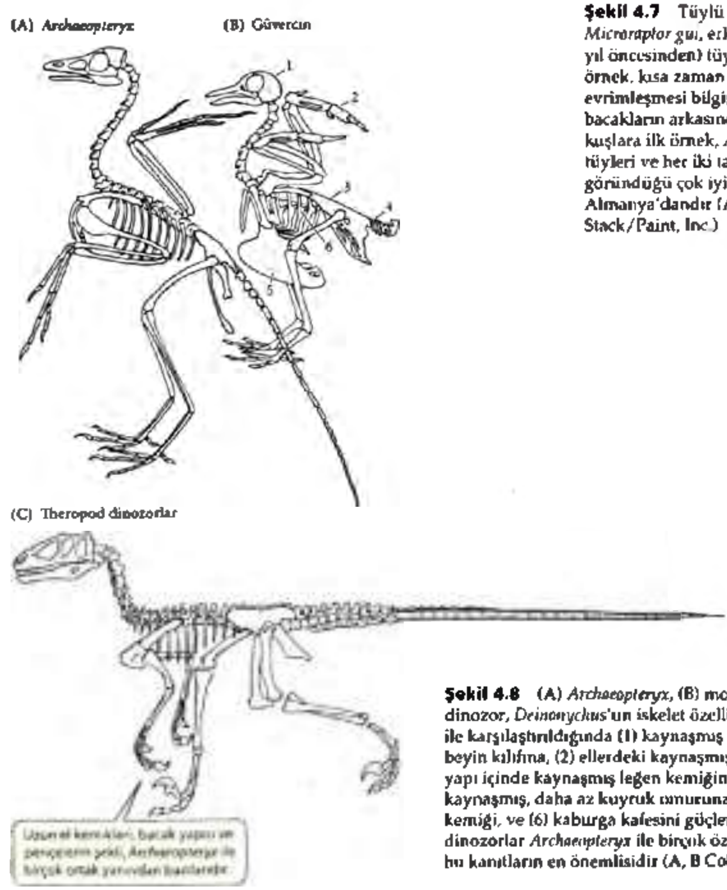
Bütün zamanların en meşhur kaybolmamış bağlantılarından biri, keşfedilmiş ilk geçiş formu *Archaeopteryx*, Almanya'da Üst Jura tabakalarında bulundu (Şekil 4.7B). *Archaeopteryx*, modern kuşların iskeletindeki uçma yetisini kazandıran birçok değişimden yalnızca birkaçına sahipti. (Şekil 4.8A, B). Bunun yerine, uçabilmesini sağlayan tüyleri olan küçük threpod dinazorlara (Şekil 4.8C) yakından benzerlik gösteriyordu. Bununla birlikte, yakın zaman da Çin'de bulunan taşıllar, küçük tüylerle kaplı vücut örtüsü olan threpod dinazoru (*Sinosauropteryx*), ve ellerinde ve kuyruklarında uzun ve geniş (uçma?) tüyleri olan (*Caudipteryx*) ve hatta dört ayağında da uçuş tüyleri olan olağandışı bir dört kanatlı dinazor (*Microraptor gui*) gibi diğer formları kapsar (Şekil 4.7A). *Archaeopteryx*'in ve diğer Aves'lerin ayırt edici paylaşılan türemiş özelliği artık tüyler değildir, fakat yalnız karşıt arka pençeleri-

dir! Modern kuşların özelliklerinden bazıları, örneğin içi boş uzuv kemikleri, *Archaeopteryx*'den çok önce theropodlardan evrimleşmiştir (Şekil 4.9 da 1) ve diğer özellikleri örneğin kaynaşmış kuyruk omurgası (8, *Confuciusornis*'deki) sonra evrimleşmiştir. Sonra, Aves'lerin bir alt grubu, omurgalı göğüskemiği, dişlerin yok oluşu ve yaşayan kuşlar için tipik olan ellerdeki pençelerin yok oluşu (9) gibi özellikleri evrimleştirmiştir.

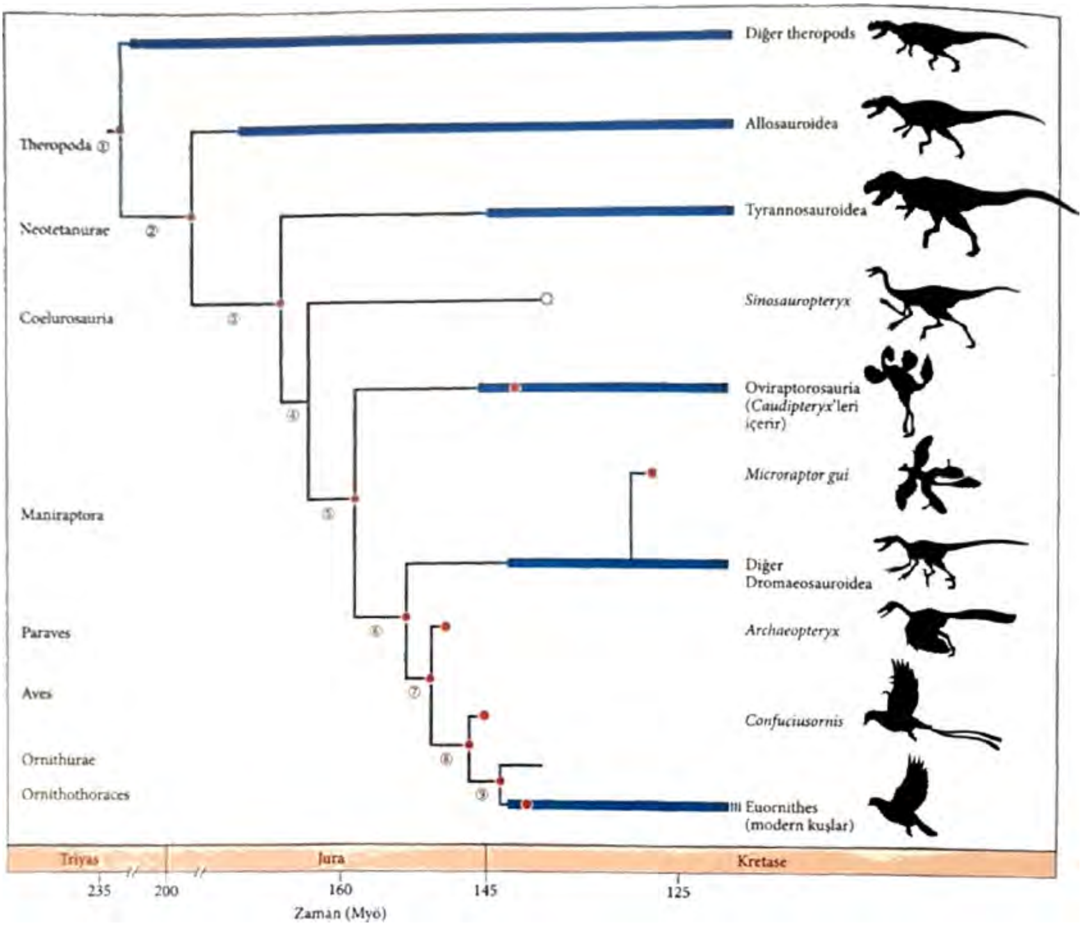
Theropodların içi boş kemiklerinin ya da *Sinosauropteryx*'in vücut tüylerinin (belki de tüyler ısının korunmasını sağlıyordu) uyumsal işlevinden emin değiliz. Bununla birlikte, sonradan bu özellikler, değişmiş şekilleriyle uçmak için kesinlikle yararlı olmuşlardır. (İçi boş kemikler yükü hafifletir, ve bazı tüyler kanatlara dönüşmüşlerdir.) Bu özellikler, işlevde ve gelecekte farklı fakat, rastlantı sonucu, yararlı bir rol üstlenen bir özelliğe sahip olmak anlamına gelen "önceden uyarlanmada" (preadaptation) evrimsel değişimin bir örneğini oluşturur. (Bkz. Bölüm 11).



Şekil 4.7 Tüylü dinozorlardan kuşlara. (A) *Microraptor gui*, erken Kretaseden (yaklaşık 140 milyon yıl öncesinden) tüylü dinozor. Çin taşıl faunasından bu örnek, kısa zaman önce dinozor atalarından kuşların evrimleşmesi bilgisine eklenmiştir. Hem ön hem de arka bacakların arkasındaki uzun tüylere dikkat ediniz. (B) kuşlara ilk örnek, *Archaeopteryx lithographica* 'nın kanat tüyleri ve her iki taraftaki tüylü uzun kuyruğunun göründüğü çok iyi korunmuş örneği. Bu taşıl Almanya'dandır (A X. Xu vd., 2003; B fotoğraf © Tom Stack/Paint, Inc.)



Şekil 4.8 (A) *Archaeopteryx*, (B) modern kuş (güvercin), ve (C) theropod dinozor, *Deinonychus*'un iskelet özellikleri. Günümüz kuşları *Archaeopteryx* ile karşılaştırıldığında (1) kaynaşmış kemiklerden oluşmuş genişlemiş beyin kılıfına, (2) ellerdeki kaynaşmış ve azalmış üç parmağa, (3) tek bir yapı içinde kaynaşmış leğen kemiğine ve birkaç omuruna, (4) birkaç tanesi kaynaşmış, daha az kuyruk omuruna, (5) önemli oranda büyümüş göğüs kemiği, ve (6) kaburga kafesini güçlendiren yatay çıkıntılar. Theropod dinozorlar *Archaeopteryx* ile birçok özellik paylaşırlar. Bacak yapısı belki de bu kanıtların en önemlisidir (A, B Colbert 1980; C Ostrom 1976).



Şekil 4.9 Theropod dinozorlardan bazı grupların filogenisi, *Archaeopteryx* ve sonraki kuşların hipotetik ilişkisinini ve bazı türemiş özelliklerin kökenini gösterir (rakamlar ve isimler birbiri ardından türemiş dalları gösterir. (1) İçi boş kemikler, üç parmaklı eller, yükseltilmiş ilk ayak parmağı (Theropoda); (2) hilal şeklindeki bilek kemiği (Neotetanurae); (3) büyümüş göğüs kemiği (Coelurosauria); (4) coelurosaur *Sinosauropteryx* içindeki küçük deriyle ilgili tüyler (açık çember); (5) bazı Maniraptora'lardaki pervane kanat tüyleri; (6) dört kanatlı dromaeosaur'lardan *M. gui* içeren Paraves'lerin ayağında ki orak şeklinde pençe; (7) *Archaeopteryx*'i de içeren kuşlardaki, karşı karşıya gelebilen arka ayak (ilk) parmağı; (8) daha "gelişmiş" kuşlarda, Ornithurae, kaynaşmış omurlardan oluşmuş kısa kuyruk; (9) göğüs kemiği çıkıntısı (karina) ve sonuç olarak kaybolan dişler ve "gerçek" kuşlardaki, Euornithes, parmak pençeleri. Kalın çizgiler bol olarak bulunan taşıl kayıtlarının varlığını gösterir. (Sereno 1999; Chiappe ve Dyke 2002; Prum 2003'dan.)

MEMELİLERİN KÖKENİ. Ana bir taksonun evrimleşmesini gösteren en iyi belgelenmiş örneklerden biri, en erken amniyot yumurtalılardan türeyen Memelilerin ortaya çıkışıdır (bkz. Şekil 2.4) (Kemp 1982; Sidor ve Hopson 1998). Gerçi yaşayan memelilerin, örneğin saç ve meme bezleri gibi bazı özellikleri taşıllaşmamış olsa da, memeliler teşhis edilebilen iskelet özelliklerine sahiptir. Sürüngenlerde, alt çene birkaç kemikten oluşurken, memelilerde yalnızca tek kemikten (alt çene kemiği, dentary) oluşur. Birincil çene eklemi (en ilkel memeliler hariç hepsinde) diğer tetrapodlarda olduğu gibi, artiküler ve kuadrat kemikleri arası yerine, alt çene kemiği ve skuamozal kemikleri arasındadır. İlk amniyot, sesi ileten tek kemiğe (üzengi) sahipken, diğer taraftan memeliler orta kulakta üç kemiğe (çekiç, örs, üzengi) sahiptir. Diğer tetrapodların çoğu birbirine benzer tek sivri ucu olan dişlere sahipken, memelilerin dişleri, kesici ön, köpek ve birden fazla sivri uçlu (muhtelif sivri uçlu) küçük azı ve azı dişleriyle farklılaşmıştır. Genişlemiş kafatası, göz çukurlarının arkasında genişlemiş boşluk (şakak kemiğine ait boşluk) ve solunum geçişini, ağız boşluğundan ayıran ikincil damak çoğu memeliyi sürüngenlerden ayıran diğer özellikler arasındadır.

Karboniferde ilk amniyotların türemesinden hemen sonra, göz çukurlarının arkasındaki açıklıkla (şakak kemiğine ait boşluk) ayırt edilen Synapsida türemiştir. Bu açıklık büyük olasılıkla, büzüldüğü zaman geniş-

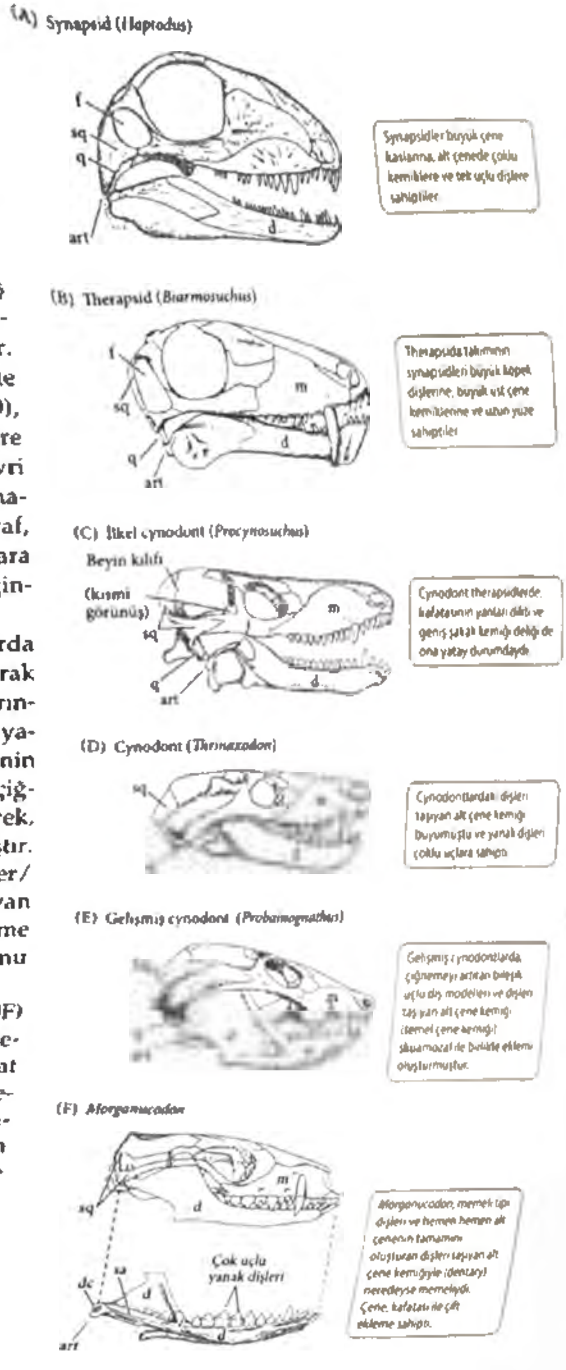
leyen geniş çene kasları için boşluk sağlar (Şekil 4.10A). Şakak kemiğine ait boşluk sonraki sinapsidlerde derece derece genişler (Şekil 4.10B-D).

Permiyen sinapsidleri, takım Therapsida (Şekil 4.10B) büyük köpek dişlerine sahipti, ve damağın merkezi geriye kaymıştı. Bu da soluk geçişinin kısmen ağız boşluğundan ayrıldığı fikrini verir. Arka ayakları, sürüngenlerden çok memelilere benzer şekilde oldukça dik durumdaydı.

Geç Permiyen'den geç Triyas'a kadar yaşamış Sinodont therapsidler, memelilere doğru evrimleşme sürecinde birkaç basamağı temsil ederler. Köpeklere benzer bir görüntü verecek biçimde kafatasının arkası basıklaşmış (Şekil 4.10C,D), alt çenede dişleri taşıyan kemik diğer kemiklere göre büyümüştür. Yanak dişleri birkaç sıralı sivri uçlara sahipti. Bazı sinodontlarda tamamlanmamış, diğerlerinde ise tamamlanmış, kemiksi raf, ikincil damağı oluşturmuştur. Önceki formlara göre kuadrat küçük ve gevşek ve skuamozal içinde bir yuvaya yerleşmişti.

Orta ve geç Triyas'daki ileri sinodontlarda (Şekil 4.10E), yanak dişleri sadece çizgisel olarak çıkıntılar göstermiyordu, ayrıca dişin iç kenarında gelişen çıkıntılara sahipti. Bu, memelilerin yanak dişlerindeki karmaşık girinti çıkıntı biçiminin tarihsel gelişimini başlatır. Farklı yiyecekleri çiğnemek için yanak dişleri sekillerini değiştirerek, farklı soyhatlarında farklı biçimler kazanmıştır. Alt çene, sadece kafatasına bağlı eski artiküler/skuaomozal ekleme değil, ayrıca dişleri taşıyan altçene kemiği ve squamosal arasındaki ekleme de sahipti. Bu, atasal durum ile memeli durumu arasındaki kritik geçişe işaret eder.

Geç Triyas ve en erken Jura (Şekil 4.10F) *Murganucodon*'larında, dişler tipik memeli dişleridir. *Murganucodon*, hem zayıf artiküler/kuadrat kenet sistemine hem de tamamen gelişmiş memelilerin alt çene kemiği ve skuazomal arasındaki eklemlenmeye sahiptir. Sesi iç kulağa geçiren artiküler ve kuadrat kemikler, üzengi kemiği ile



Şekil 4.10 *İlkel synapsidlerden ilkel memelilere kadar evrimleşmenin bazı aşamalarından kafatasları. (A) Pelycosaur, Haptodus. Şakak kemiği deliğine (f), alt çenedeki çoklu kemiklere, tek-uçlu dişlere, ve artiküler/kuadrat (art/ q) çene eklemine dikkat ediniz. (B) İlkel Biarmosuchus. Büyümüş şakak kemiği deliğine dikkat ediniz. (C) ilkel cynodont, Procynosuchus. Şakak kemiği deliği kafatasına dikey doğrultudaki kenarı ve jugal (j) tarafından oluşturulan yanal kemer ve skuamozal (sq) arasında boşluk oluşturur. Büyümüş dişleri taşıyan alt çene kemiğine (dentary) (d) dikkat ediniz. (D) Sonraki cynodont, Thrinaxodon. Arka dişlerde ki çoklu uçlara, büyük üst ve alt köpek dişlerine ve güçlü çene kaslarının tutunduğu dikey ekleme ile oldukça büyümüş dişleri taşıyan alt çene kemiğine dikkat ediniz. (E) Gelişmiş cynodont, Probainognathus. Yanak dişleri çoklu uçlara sahiptir ve alt çene skuamozal kemiğe artiküler (art), surangular (sa) ve gerideki çıkıntı ile dişleri taşıyan alt çene kemiğin arka çıkıntısıyla d) eklemlenmiştir. (F) Morganucodon neredeyse memeliydi. Çoklu uçlu yanak dişleri üçteki uçları da içerir) ve skuamozal (sq) ile birlikte dişleri taşıyan alt çene kemiği yumrusuyla (dc) eklemini de içeren alt çenenin çift eklemine dikkat ediniz. (Futuyma 1995'den; Carroll 1988 ve değişik kaynaklara dayanarak.)*

birlikte kulak kısmının içine doğru gömülmüş, ve modern memelilerdeki durumlarına yaklaşmışlardır.

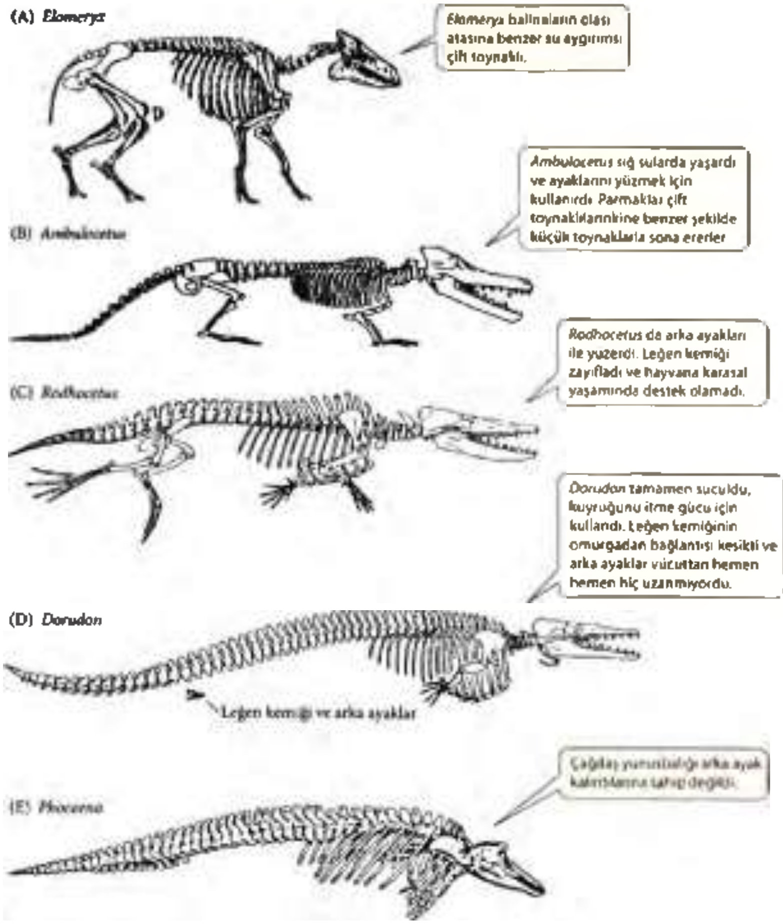
Yakın zamanda, erken Jura'dan tanımlanmış olan *Hadrocodium*, *Morganucodon*'dan hemen memeliliğin eşiğine kadar olan eğilimi gösterir. (Luo ve diğerleri 2001). Bu küçük hayvan *Morganucodon*'a çok benzer, fakat artiküler ve kuadrat kemikleri çene ekleminden tamamen ayrılmış ve orta kulağa yerleşmiş ve alt çene tamamen dişleri taşıyan alt çene kemiğinden oluşmaktadır. Filogenetik olarak, ilk defa geç Jura'dan yaklaşık 45 milyon yıl sonra bulunan gerçek memelilerin kardeş grubudur.

Böylece, taşıl kayıtları, birçok memeli özelliğinin (örneğin., duruş, diş farklılaşması, çene kasları ile kafatasının değişimi, ikincil damak, orta kulak kemiklerinin oluşmasına neden olan ögelerde küçülme) dereceli olarak evrimleştiğini göstermiştir. Farklı özelliklerin farklı hızlarda "gelişmesiyle" evrim mozayik şeklinde oluşmuştur. Hiç bir yeni kemik evrimleşmemiştir: memelilerin bütün kemikleri, "sürüngenler" kökünün kemiklerinden (ve sırayla amfibi ve hatta lob-yüzgeçli balıklardan) evrimleşmiştir. Yapıların şekillerindeki bazı temel değişiklikler, işlevlerindeki değişimlerle birlikte ortaya çıkmıştır. En çarpıcı örnek, bütün diğer tetrapodlardaki, çene eklemlenmesine yarayan artiküler ve kuadrat kemikleridir. Bu kemikler memelilerin ses ileten orta kulak kemikleri olmuştur. 130 milyon yıldan daha uzun bir sürede, sinapsidlerden evrimleşen memelilerin evrimi dereceli olmuştur. Bundan dolayı, memelilerin tanımlanmasında kesinleşmiş bir ayırıcı nokta yoktur "Memeliler"in tanımı keyfidir.

BALİNALARIN KÖKENİ. Geleneksel olarak Cetacea takımı olarak tanımlanan balina ve yunuslar, karasal atalarından evrimleşmişlerdir. Yaşayan memeliler arasında, onların en yakın akrabaları, moleküler filogenetik analizlere dayanarak, su aygırları (hippopotamus) olarak görünür (Gatesy vd. 1999). Böylece, develer, domuzlar ve örneğin sığır ve antiloplar gibi geviş getiren hayvanlarla (çift parmaklı toynaklı memeliler) birlikte Artiodactil takımı içinde sınıflandırılırlar.

Esas memeliler ile karşılaştırdığımızda, günümüzde yaşayan balinaların sucul yaşama uyum sağlamak için çok büyük değişimlere uğradıkları anlaşılır. Bütün hepsi, kulağı kapayan, eşsiz bir şekilde biçimlenmiş kulağı içine alan kemik; kafatasının üst kısmının arka tarafındaki burun açıklığı; tümüyle kürek biçiminde yüzgeçler içine alınmış bükülmez dirsek, bilek ve parmak eklemleri, bütünüyle kapanmış küreğe benzer yüzgeçler; omurgadan gelişmemiş pelvis kemiği (bazan gelişmemiş arka ayak ile birlikte oluşur); karasal memelilerde bulunan, kaynaşmış, kuyruk sokumu (arka alt) omurlarının eksikliği gibi özellikleri paylaşırlar. Dişli balinalar, alt çene kemiğinde, sesi ileten yastık şeklindeki bir yağ dokusu bulunan geniş boşluğa (açıklığa) sahiptir.

Yakın zamanda Philip Gingerich, J. G. M. Thewissen vd. çoğu Pakistan'dan olmak üzere, balinaların evrimsel tarihine ışık tutan 50–35 milyon yıl önceki sürecin Eosen taşıllarını keşfettiler (Şekil 4.11) (Gingerich vd. 2001); Thewissen ve Bajpai 2001; Thewissen ve Williams 2002). Bunların en yaşlısı, *Pakicetus* (53–48 Myö), belirgin balina orta kulak kemiği olan karasal (belki de yarısucul) hayvanlardı. Biraz daha genç olan *Ambulocetus* (48–47 Myö) kıyısal sığ sulara uyum sağlamıştı. Kısa arka bacakları, fakat, küçük toynakları destekleyen parmakları olan geniş ayaklı hayvanlardı. Alt çene açıklığı Pakicetid'lerden daha genişti ve boyutları düzenli bir şekilde artmaya başlamıştı. *Ambulocetus*, uzun çene ve bir dereceye kadar sivrilikleri azalmış dişlere sahip yırtıcı bir hayvandı. Protocetid'lerde (örneğin, *Rodhocetus*) (49–39 Myö), kuyruk sokumu omurları arasında ki kaynaşma azalmış, diş formu basitleşmiş, ve burun açıklığı burun ucundan geriye doğru uzaklaşmıştı. Protocetidler bir artiodactill bilek kemiğinde ve ayak parmaklarının ucunda küçük toynaklara sahipti. Fakat, bazı sucul protocetidlerin pelvis ve arka bacakları kendi ağırlıklarını taşıyamayacak kadar küçük ve zayıftı. Su içindeki yaşama tamamen uyum yaklaşık 35 milyon yıllık öncesine ait dorudontin basilosauridlerle gösterilmiştir. Bunların dişleri daha da basitleşmiş, burun deliği daha geriye gitmiş ve ön bacakları, hemen hemen hiç esnek olmayan el bileği ve dirsekle birlikte palete dö-

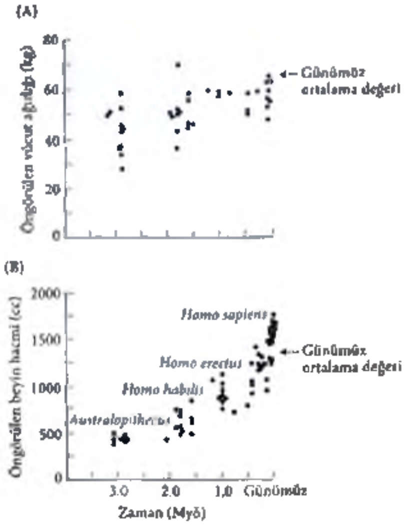


Şekil 4.11 Balinaların, karasal çift toynaklı atalarından, evrimleşme aşamalarının yeniden oluşturulması. (A) Su aygırı benzeri Oligosen çift toynaklısı *Elomeryx*, Balinaların evrimleştiği olası atasal grubu temsil eder. (B) İki yaşayışlı, hem suda hem de karada yaşayabilen *Ambulocetus*. (C) Orta Eosen protocetid'i *Rodhocetus*, çift toynaklıların belirleyici ayak bilek kemiğine sahiptir, fakat sayısız Balina özelliklerine de sahiptir. (D) Orta ve Geç Eosen'den *Dorudon*, işlevsiz leğen kemiği ve arka bacak büyük olsa da modern balinaların özelliklerinin birçoğuna sahipti. (E) Çağdaş dişli balina, yunusbalığı, *Phocoena phocoena*. Balinaların hava deliğini oluşturan burun deliği, başın üstünde en uzak arka noktasındadır. Kafatasının özel şeklini açıklar. (A-D Gingerich 2003 ve de Muizon 2001'den ; E Nancy Haver tarafından çizilmiştir.)

nüşmüştür. Pelvis ve arka bacaklar işlevlerini tamamen yitirmiş ve. küçülen pelvis omurgadan ayrılmış ve arka ayakları ve bacakları vücut yüzeyinden dışarıya çok az çıkıntı oluşturmuştur. Dorundontinler, büyük olasılıkla yatay kuyruk yüzgecine sahipti (fluke: balina kuyruğunun yassı yüzgeci), ve gerçekten, günümüzde yaşayan balinalarla aralarında yalnızca küçük bir adım vardı.

İnsansıların Taşıl Kayıtları

DNA dizisi farklılığı, şempaze ve insan soyunun 5-6 milyon yıl önce birbirinden ayrıldığını göstermektedir (bkz. Bölüm 2). Şempaze taşılı hiç bulunmadı, ama insansı (hominin) taşılları geç Miyosene - 6-7 milyon yıl öncesi - kadar bilinmektedir. ("insansı" terimi, şempazelerin yakın kardeş grubu olan insangillere uygulandı.) İnsansı taşıl kayıtları, örneğin kafatası kapasitesi, beyin boyutunun ölçüsü gibi, birçok karakterde aşağı yukarı tek yönde oluşan eğilimlerin açık kanıtını sağlar (Şekil 4.12). Çağdaş insanın, birçok ara basamak boyunca, anatomik bakımdan en çok maymun benzeri atalarından evrimleştiği kuşku götürmez. Böylece, insan evriminin geniş bir alanda hızla ilerlemesi mükemmel bir şekilde belgelenmiştir. Bununla birlikte kaç tane farklı insansı türü ve cinsinin ayırt edileceği (örneğin, Wood ve Collard 1999) konusunda bir anlaşmazlık vardır. Çünkü türler arası çeşitlilikle karşılaştırmak amacıyla tür içi çeşitliliği betimleyecek taşıl örnekleri çok azdır ve zaman ve mekan içinde fazlaca ayrılmıştır. Bundan başka, değişik insansılar arasın-



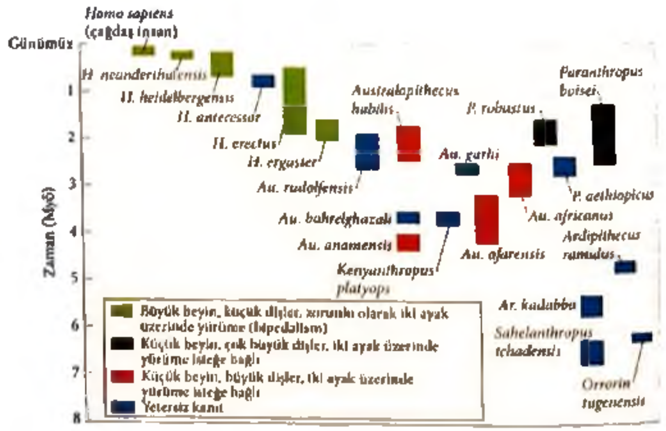
Şekil 4.12 Taşıl insansıların tahmini ağırlıkları (A) ve beyin hacimleri (B). Son 2 milyon yıl içinde ağırlıkta çok fazla artış olmamasına rağmen, beyin hacminde sabit, oldukça dereceli artış vardır. Oklar günümüz ortalamalarını gösterir. (Jones vd. 1992'den.)

daki farklılaşmalar sayısal (dereceli farklılıklar) ve çoğu zaman küçüktür. Böylece, bir türe özgü ilk toplumun sonrakilerin atası mı yoksa gerçek atasal soy hattının yan kolları mı olduğunu belirlemek zordur. Dolayısıyla tüm evrimsel örüntü açık olsa bile, insansı taksonlar arasında belirli filojenetik ilişkiler açık olmayabilir (İnsansı taşıl kaydı ile ilgili yararlı özet bilgiler Ciochon ve Fleagle 1993 ve Strait vd. 1997'de bulunabilir; Begun 2004'e de bkz.).

Bütün ilkel insansılar Afrika'da bulundu. En ilkel insansı taşılı, bir kafatası, çok yakında batı Afrika'da Çat'da tanımlandı (Brunet ve diğerleri 2002). *Sahelanthropus tchadensis* olarak adlandırılan bu taşılın, 6-7 milyon yıl öncesinde, geç Miyosen'de yaşadığına inanılıyor. Birçok bakımdan, küçük beyin gibi özelliğiyle, bilinen en ilkel insansıdır, fakat daha sonraki insansılarınkilere benzer, küçük köpek dişleri ve oldukça düz yüzü gibi türemiş özelliklere de sahiptir. Neredeyse kesin olarak söyleyebiliriz ki iki ayaklıydı, yani iki ayağı üzerinde yürürdü.

Bir dereceye kadar, sonraki insansılar, yakın zamanda tanımlanmış birkaç formu, örneğin kafatası parçaları, çeneler, dişler, ve bacak ve kol kemikleri ile temsil edilen *Orrorin tugenensis* (ca. 6 My önce), *Ardipithecus kadabba* (5.2-5.8 My önce), *Ardipithecus ramidus* (4.4 My önce), ve *Australopithecus anamensis* (4.2-3.9 My önce), ve *Kenyanthropus platyops* olarak adlandırılmış 3.5 My yaşındaki kafatasını kapsar. En yaygın ve bilgi verici, en yaşlı taşıl materyali, yine yaklaşık 3.5 My yaşındaki *Australopithecus afarensis* olarak adlandırılmıştır. (Bu bölümün başındaki fotoğrafa bkz.). Birçok "ilkel" ya da atasal özellikleri bu formların, insan ve şempazelerin ortak atalarından çok uzaklaşmadıklarını gösterir. Gözler hariç daha ileri uzamış alt yüze (*platyop*larda daha az), göreceli olarak genişlemiş köpek dişlerine, bacaklara göre daha uzun kollara, küçük beyine (yaklaşık 400cc), el ve ayak parmaklarındaki kıvrık kemiklere (ki onların ağaca tırmandığını gösterir) sahiptiler. Halbuki, pelvisin yapısı ve arka bacak, açıkca *anamensis* ve *afarensis*'in iki ayaklı olduğunu gösterir. Gerçekten, Tanzanya'da *afarensis*'in bulunduğu yere yakın, kayalaşmış volkan külleri arasında "taşıllaşmış" ayak izleri bulundu.

Geç Pliyosen ve erken Pleyistosen'de, *afarensis*'i takip eden, insansı türlerinin sayısı ve aralarındaki ilişki henüz çözülememiştir (Şekil 4.13). Konunun uzmanlarının çoğu, insansıların bu zaman diliminde oldukça çeşitlilik gösterdiği konusunda hem fikirdir. Güçlü australopithecine (*Paranthropus*) ait olan ve üç türünün adlandırıldığı bir soy hattında, etkili çiğneme için uyarlanmış, geniş azı dişleri ve küçük azı dişleri ve diğer özellikleri vardır. Büyük olasılıkla yumru kök ve sert bitki

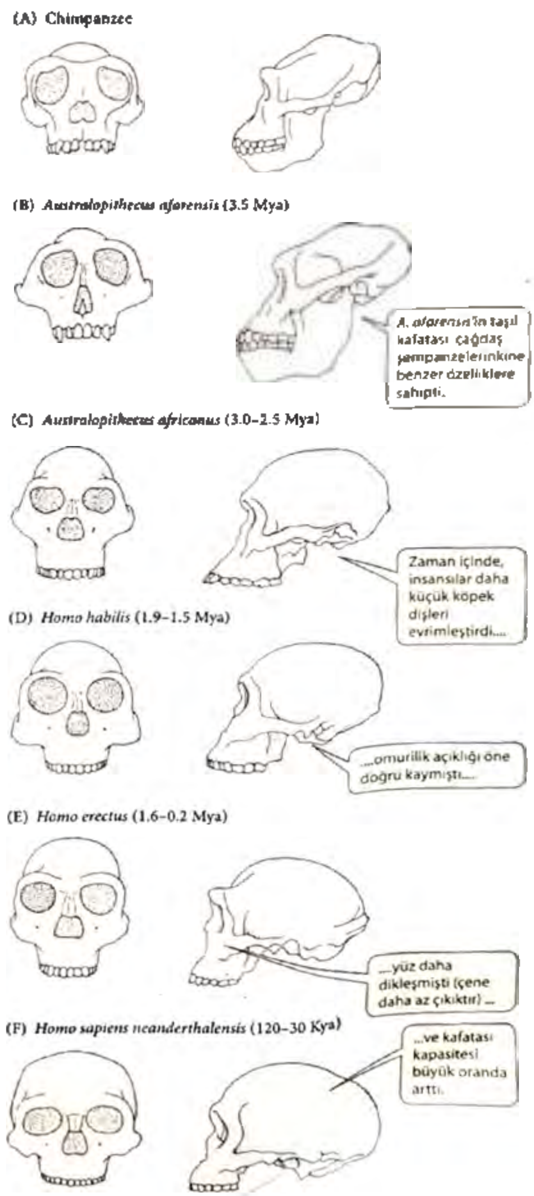


Şekil 4.13 Taşıl kaydında adlandırılmış insansı taksonların zamana göre yaklaşık dağılımı. Zaman uzunluğu, yaşı belirlenmiş taşılların zaman içinde dağılımını ya da taksonlar için bilinen çok az taşıl örneğinden kestirilen yaşların zaman içinde dağılımını gösterir.

malzemeleri ile beslenirlerdi. Güçlü, australopithecineler en yaşlısı 2.6–2.3 my olan taş aletler yapmış olabilirler. Ancak, çağdaş insan soy hattına herhangi bir katkıda bulunmadan yok oldular. Daha ince narin yapılı form *Australopithecus africanus*'tır ve genellikle *A. afarensis*'ten türediği düşünülür ama daha büyük bir beyne işaret eden daha büyük kafatası kapasitesine (yaklaşık 450cc) sahiptir. (Şekil 4.11 B, C). *Africanus*'un türemiş karakterlerinden bazıları güçlü australopithecinelerininkine benzer, böylece doğrudan çağdaş insanın atasal özelliklerine sahip olmayabilir.

Genellikle, cins *Homo* 'ya atfedilen en eski taşıllar, yaklaşık 1.9 – 1.5 milyon yıl (geç Pliosen ve erken Pleistosen) arasında yaşamışlardır. Başlangıçta, *Homo habilis* olarak adlandırılmış taşıllar, bazı çalışmacılar tarafından iki hatta, üç türe (*H. habilis*, *H. ergaster* ve *H. rudolfensis*), ayrılabilecek kadar çeşitliydi. *Homo habilis* (geniş anlamda) kayıp halkanın yeniden keşfedilmesinin örneğidir. (Şekil 4.14 D), ve belki de *Australopithecus*'lara konması daha iyidir (Wood ve Collard 1999). En eski örnekler *Australopithecus africanus*'a çok benzer ve daha genç olanlar ise sonraki form *Homo erectus* içinde sınıflandırılırlar. *Australopithecus*'larla karşılaştırıldığında, *Homo habilis* daha büyük kafatası kapasitesi (610 – yaklaşık 800cc'ya kadar), daha düzleşmiş yüzü, ve daha kısa diş sırası ile çağdaş insana benzerlik gösterir. Gerçi üyeler, tırmanma yeteneğini gösteren maymunsularınkiyle aynı oranda kalmışsa da, bacak ve ayak yapısı, *Australopithecus*' larınkinden daha fazla, iki ayak üzerinde yürüyebilme yeteneğini gösteren insana benzemektedir. *Homo habilis*, taş aletler (Olduwan teknolojisi olarak da anılır) ve kesik izleri taşıyan hayvan kemikleri ve diğer insansı etkinliklerini gösteren işaretler ile birlikte bulunur (Potts 1988).

Yaklaşık 1.6 My'dan 200,000 yıl öncesine kadar olan zamanda yaşamış, daha sonraki insansılar *Homo erectus* olarak anılırlar. Birçok, *habilis*, *erectus* ve *sapines*'in tek bir evrimsel soyhattından geldiğini düşünür. Orta Pleistosen'den bu yana, *erectus* birçok bakımdan,, arka kafatası, anatomisi, ve davranış belirtileri gibi çağdaş insan özelliklerine sahiptir. Kafatası yuvarlaklaşmış, yüz önceki formlara göre öne doğru daha az çıkıntı oluşturmuş, dişler daha küçülmüş, ve kafatası kapasitesi daha genişlemiş, ortalama 1000cc, ve zamanla görülür bir biçimde artış göstermiştir (Şekil 4.14E). En az 1 milyon yıl önce (belkide 1.7 My'dan daha önce), *erectus* Afrika'dan Asya'ya, doğuda Çin'e ve Java'ya kadar yayıldı. *erectus*, dağılımı boyunca, *H. habilis*'in Olduwan aletlerinden daha çeşitli ve incelikli, Aşölyen (Acheulian) kültürü ola-



Şekil 4.14 Şempanze ve bazı taşıl insansılarda kafatasının önden ve yandan yeniden oluşturulması. (A) *Pan troglodytes*, şempanze. Büyük köpek dişlerine, basık alın, çıkıntılı yüz, ve kaş çıkıntısına dikkat ediniz. (B) *Australopithecus afarensis*. Şempanzelerdeki aynı özelliklerin bazıları belirgindir. (C) *Australopithecus africanus* daha küçük köpek dişlerine ve daha açık alna sahiptir. (D) *Homo habilis*. Daha önceki formlardan yüz daha az çıkıktır, ve kafatası daha yuvarlaktır. (E) *Homo erectus*. Yine daha dik yüz ve yuvarlak alna dikkat ediniz. (F) *Homo (sapiens) neanderthalensis*. Kafatasının arkası *H. erectus'tan* daha yuvarlaktır ve kafatası kapasitesi daha fazladır. (A, B Jones vd. 1992'den; C-F Howell 1978'den).

rak adlanmış taş aletlerle birlikte bulunmuştur. Ateşin kullanımı da yarım milyon yıldan beri yaygındır.

Homo erectus yaklaşık 400 ya da 300 bin yıl öncesinden başlayan genellikle "eski *Homo sapiens*" olarak adlandırılan formlar içinde sınıflandırılmıştır. *sapiens*'lerin tarihi boyunca, ortalama kafatası kapasitesi 200 bin yılda yaklaşık 1175cc den, ortalaması 1400cc olan çağdaş insanınkine kadar arttı. Orta Pleistosen'den "eski *sapiens*", Geç Pleistosen'de görünen "anatomik olarak çağdaş *sapiens*"den göreceli olarak küçük farklar gösterir. En iyi bilinen eski *Homo sapiens* topluluğu, bazı çalışmacılar tarafından *Homo neanderthalensis* türü olarak ayırt edilen, Avrupa ve güneybatı Asya Neandertalleridir. Neandertaller yoğun kemiklere, kalın kafatasına ve öne doğru çıkıntı yapan alın kemiklerine sahiptiler (Şekil 4.14 F); öne doğru eğilmiş yaygın görüntünün tesine, Neandertaller tamamen dik olarak yürürlerdi, bizimki kadar, hatta bizimkinden büyük (1500cc'ye kadar) beyine sahiplerdi, çeşitli taş aletleri (Mousterian Kültürü) içeren oldukça özenilmiş bir kültür gösteriyorlardı, ve büyük olasılıkla ölülerini dini törenlerle gömüyorlardı. Onların kalıntıları yaklaşık 120 binden 30 bin yıla kadar görünmektedir.

Anatomik olarak, gerçekte günümüz insanından ayırdedilemeyen "Çağdaş *sapiens*", başka yerlerden daha önce Afrika'da (ca. 170 Ky) görünmüştü. Çağdaş insan, Orta Doğu'da Neandertaller tarihinin çoğu kısmında Neandertallerle birlikte bulunmuştur, fakat yaklaşık 40,000 yıl önce ansızın Avrupa'da onların yerine geçmiştir. Bölüm 6'da göreceğimiz gibi, çağdaş *sapiens*ler (*neanderthalensis*'i de içerir)'le çiftleşerek üreme göstermeden eski *sapiens*lerle yer değiştirmiştir—iki soyda farklı biyolojik türlerdi, ve bunun kanıtı vardır. 12,000 yıl öncesinden beri ve büyük olasılıkla daha önceden çağdaş insan kuzeydoğu Asya'dan Bering karasal köprüsünü geçerek Kuzey Amerika'nın kuzeybatısına yayılmıştır.

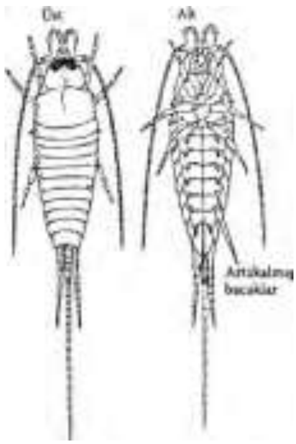
"Üst Paleolitik" kültür yaklaşık 40 bin yıl önce ortaya çıktı. Aurignacian olarak adlandırılan ve Avrupa'da, birbirini izleyen eden ilk kültürel "stiller", Mousterian kültüründen daha çeşitli ve incelikli taş aletlerle dikkati çeker. Bundan başka, kültür salt faydacılıktan daha ileri gitmiş: 35 bin yıldan günümüze artarak, sanat, süslenme ve olasılıkla mitolojik ya da dinsel inanışlar belirginleşmiştir. İnsan toplumunun yoğunluğunun muazzam bir şekilde artmasıyla sonuçlanan ve Yerkürenin insan dönüştürümünü başlatan tarım, yaklaşık 11,000 yıl yaşındadır. En azından günümüzde, kültürel gelişmenin, kavrama, imgeleme ve farkındalık yetisindeki genetik değişimlerle ortaklığını bilmenin herhangi (eğer varsa) bir yolu yoktur. Ancak beynin boyutlarındaki artışla ya da diğer anatomik değişimlerle bir koşutluk göstermez.

İnsansı evriminin her kısmında, farklı insansı özellikleri farklı hızlarda ("mozaik" evrim) evrimleşmiştir. Gerçi sabit bir hızda olmamakla birlikte, ortalama olarak beynin boyutları (kafatası kapasitesi) insansı tarihi boyunca artmıştır ve birçok diğer özelliklerde, örneğin dişlerde, yüzde, pelviste, ellerde, ve ayaklarda *afarensis*'ten *africanus* 'a, *erectus*'a, *sapiens*'e kadar ilerleyen değişimler olmuştur. Adlandırılmış formlar arasındaki çok belirgin olmayan taksonomik ayırma özellikleri, mozaik ve dereceli evrimi doğrulamaktadır. Gerçi birçok konu çözümsüz kalmışsa da, en önemli nokta: çağdaş insanın maymun benzeri insan atasından evrimleştiğinin tamamen belgelenmesidir.

Bu değişimler neden oldu, ne gibi yararlar sağladı soruları bir çok düşünsel kurgunun fakat çok az kanıtın olduğu bir alandır. (Lovejoy 1981; Fedigan 1986). Var olan kanıtlar, dolaylı olarak diğer primatların, aynı zamanda yer alan kültürlerin, anatomi ve el işi ürünlerinin çalışılması sonucu yapılan çıkarsamalardır.

Dik duruş ve iki ayak üzerinde hareketlilik, insana doğru ilk temel belgelenmiş değişikliktir. Akla yakın bir hipotez, iki ayak üzerinde hareketliliğin, sosyal birime, özellikle bireyin eşine ve yavrularına yiyecek taşımak için kollarının serbest kalışıdır. Dişiye dayanan (matrilocal) aile gruplarını ve "dostlukları" içeren karmaşık sosyal yapıya sahip şempazelerde yiyecek paylaşımı vardır. Şempazeler, fındık kırmak için taştan ve odundan çekiçler ve beyaz karıncaları yuvalarından çıkarıp yemek için ince dallardan kancalar gibi çeşitli basit araçlar kullanırlar. Daha çok

çeşitli araçlar kullanmak ile kazanılan yararlar, daha üstün zeka ve daha büyük beynin seçilimine neden olmuş olabilir. Oysa, Darwin ile başlayan birçok çalışmacı, örneğin, anababanın ilgisini sağlamayı öğrenmek, diğer grup üyeleri ile işbirliğine dayalı ilişkiyi kurmak, sosyal değiş tokuşta dolandırıcıları belirlemek ve kaynaklar için grup içinde ve gruplar arasında çekişmek gibi sosyal ilişkilerin, zekada, öğrenmede, ve iletişimde seçilim için bir ödül koyduğunu, böylece daha üstün zeka ve daha büyük beyin için seçilim olacağını vurgulamıştır.



Şekil 4.15 Yaşayan bir kılkuyruk (Archaeognatha takımı) Böceklerin var olan takımları arasında, kılkuyruklar en ilkel özelliklere, örneğin abdomen bölütlerinin ön yüzeyindeki arta kalmış bacaklara sahiptirler ki bunlar atasal eklembacaklıların yürüme bacaklarından türemişlerdir. (CSIRO 1991'den.)

Filogeni ve Taşıl Kayıtları

Yaşayan taksonlar arasında filogenetik ilişkilerden anlaşıldığına göre, bazı taksonların diğerlerinden daha yeni ortak atalalara sahip oldukları sonucuna varabiliriz. Eğer bu açıklama doğruysa, taksonların taşıl kayıtlarında ortaya çıkışlarının göreceli zamanlarıyla ve filogenetik analizlerin birbirini tutması gerekir. Taşıl kayıtlarının büyük orandaki eksikliğinden dolayı, bu benzerliğin, eksik olmasını bekleriz; örneğin uzak geçmişte türemiş bir grup, yalnızca yeni tortullardan yeniden elde edilebilir. Üstelik, soy daha önceleri dallanmış olsa bile, onun tanısına ait özelliği, çok daha sonraları elde edilmiş olabilir. Örnek olarak, sinapsid dalı, diğer sürüngünlerden ayrılmasından çok uzun zaman sonra, mememlilerin ayırt edici özelliklerine sahip olmuştur.

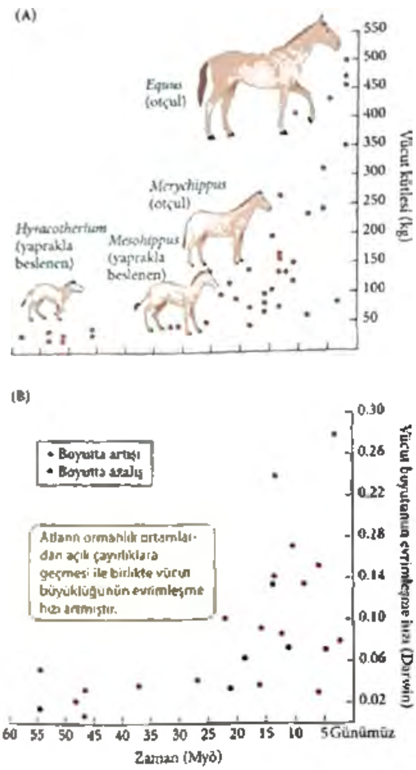
Bununla birlikte, filogenetik dallanmanın sırası ile taksonların taşıl kayıtlarında ilk ortaya çıkışları arasında, güçlü genel bir uyum vardır. Sadece, yaşayan türlerin filogenetik analizi ile, memelilerin farklı takımlarının, memeliler ve "sürüngenlerin" ve bu gruplar ve iki yaşayışlıların, ve bütün tetrapodların ve sarcopterygian balıkların ortak ataları sırasıyla giderek daha yaşlıdır. Bu taşıl gruplarının taşıl kayıtlarında ortaya çıkan sıralaması filojeni ile uyum gösterir. Kanatsız böcekler olan, kılkuyruklar (Archaeognatha takımı), böceklerin atalarının temel "vücut planını" temsil ettiği uzun zaman düşünülmüştür ki benzerliğin göze çarpan örneğini göstermektedir (Şekil 4.15). Yakın geçmişte, bir kılkuyruk taşılı erken Devoniyen tortulları içinde keşfedilmiştir. Bu bilinen en eski taşıl böcektir ve kılkuyrukların filogenetik olarak diğer böcek takımlarından daha temel olduğu varsayımından beklendiği kadar yaşlıdır.

Çoğu kez, soyu tükenmiş türlerden elde edilen bilgiler, filojenetik ilişkileri açıklayabilmiştir (Donoghue vd. 1989). Bazı özellikler öylesine çok değişime uğrayabilirlerki, bu evrimsel dönüşümleri izlemek ya da hatta onların benzeşikliğini belirlemek zordur. Taşıllar çok önemli kayıp bilgileri sağlayabilirler. Örneğin, bazı araştırıcılar, memeliler ve kuşların yakın kardeş taksonlar olduklarını gerçek olarak kabul ederler. Fakat, memeli benzeri sürüngenlerin ve dinazor benzeri kuşların taşıl kayıtları bu hipotezin yanlış olduğunu göstermiştir.

Evrimsel Eğilimler

Taşıl kayıtları evrimsel eğilimler için birçok örnek sunar. At ailesi (Equidae) nin üyeleri arasında, örneğin hemen hemen 50 milyon yıl içinde, ortalama vücut boyutu sürekli bir şekilde artar. Çoğunlukla bazı soy hatları genel eğilime karşı koyar ve bazı at soy hatlarının vücut boyutunda olduğu gibi tersine bir değişikliğe uğrar (Şekil 4.16B). Oysa, belli evrimsel değişimlerin asla tersine gelişmediği ortaya çıkar. Örneğin, *Morganucodon* dan beri, memeliler tek alt çene kemiğine sahipti ve asla ataları gibi çoklu kemiklere tekrar sahip olmadılar.

Her ne kadar, evrimsel değişimin hiçbir zaman geriye doğru işlediğine dair kanıtalara sahip olmasak da, evrimsel geri dönüşün olanaksız olduğundan da emin olamayız. Bazı özelliklerde asla sadece geriye dönüş olmayabilir, çünkü onlar ya yararlıdır ya da hatta gereklidir. Örneğin, devekuşları ve penguenler gibi uçamayan kuşlar bile tüylere sahiptirler çünkü tüyler yalıtım sağlar ve üreme ve sosyal ilişkilerde kullanılır. Birçok omurgalıda, sırt ipliği (notokord) erken dölet (embryo) gelişiminde kendini gösterdikten sonra yozlaşır, fakat merkezi sinir sisteminin gelişmesine yol açtığı için dölette yitirilmemiştir. Rupert Riedl (1978), bu gibi



Şekil 4.16 At ailesinde, Equidae vücut kütlesinin evrimi. (A) 40 türün öngörülen vücut kütlesi jeolojik zamana karşı grafiğe işaretlenmiştir. Ailenin tarihi boyunca bazı küçük türler oluşmuş olmasına rağmen ortalama vücut büyüklüğü zaman içinde artmıştır. (B) Çeşitli ata ve döl atlar (equide) arasında vücut kütlesinin evriminin hızı ve yönü jeolojik yaşları arasındaki orta noktaya karşın gelecek şekilde işaretlenmiştir. Birçok soy hattında kütle (renkli daireler) artmıştır, fakat bazılarında (siyah olanlar) azalmıştır. (MacFadden, 1986'dan.)

özelliklerin, diğer özellikler takımının gelişimleri ya da düzgün işlevleri için bir yük taşıdığını öne sürmüştür. Belki de, bazı özelliklerin gelişimsel temeli evrim sırasında kaybolduğu için, bazı değişimlerin tamamen geri dönüşümsüz olması elbette mümkündür. Genelde, karmaşık özellikler bir kez yitirildiklerinde tekrar kazanılmaları olanaksızdır, bu ilke **Dollo's yasaları** olarak adlandırılır.

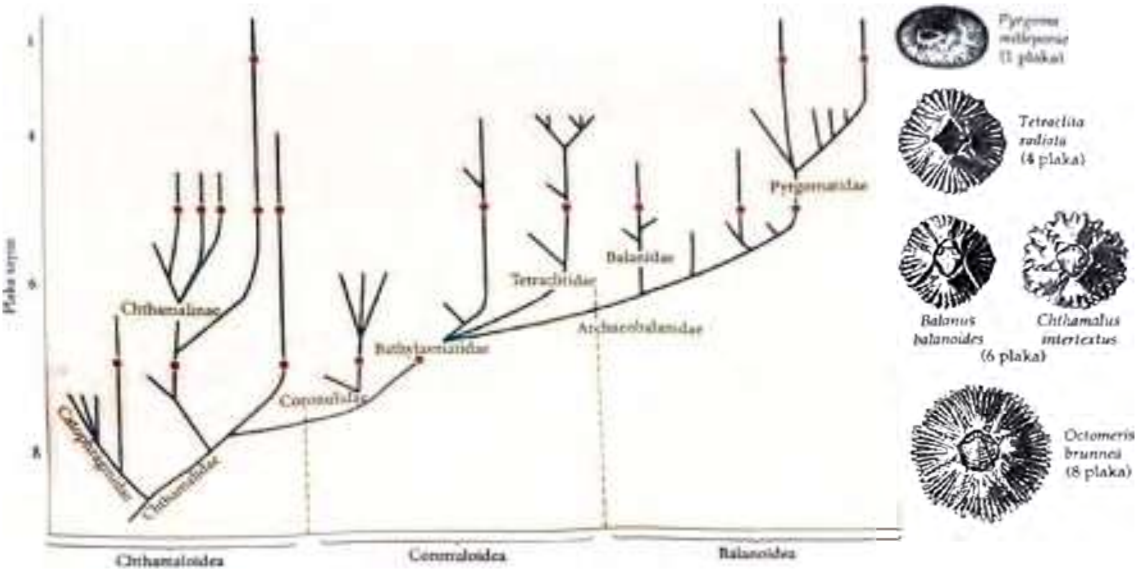
Taşıl kayıtlarındaki birçok takson koşut eğilimler sergiler. Örneğin, yalnızca birçok hayvan dalından biri olan at ailesinde ortalama vücut büyüklüğü artar—bu genelleme **Cope's kanunu** olarak adlandırılır. Çoklu soy hatlarında çoğu kez benzer evrelerle evrimleşme olur ki bu evreler **"dereceler"** olarak adlandırılır. Örnek olarak ilk olarak Kretase'de görünen, üst üste gelmiş plakalardan oluşan konik biçimli iskelet tarafından çevrelenen bir deniz hayvanı olan yapışıkçadan (balanus) söz edebiliriz. Atasal olarak, sekiz plakaları vardır. Fakat Senozoikte bu hayvanlar çeşitlenirken, sekiz plakalı cinslerin oranı sürekli olarak azalmış, az sayıda plakası olanların oranı ise artmıştır. Altı plakalıdan bağımsız olarak, dört plakalı hatta bir plakalı birkaç soy hattı türemiştir. (Şekil 4.17). Daha az plakalı kabuklarda, avcı salyangozların yararlanacağı plakalar arasındaki geçişler azalmış, bu da onlara daha büyük bir koruma sağlamıştır (Palmer 1982).

Kesintili Denge

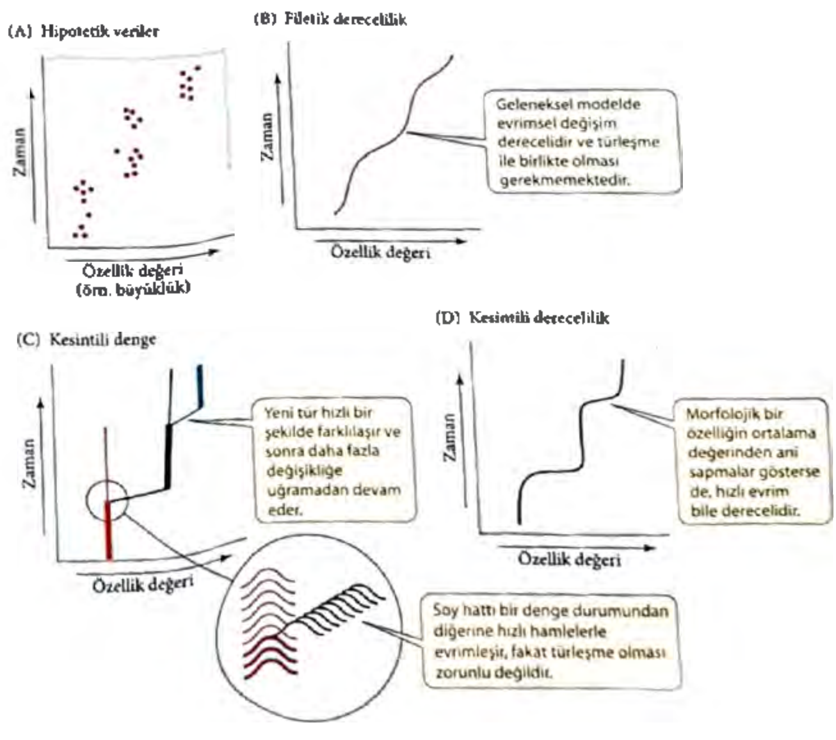
Gerçi ara evreler aracılığıyla dereceli geçişlerin paleontolojik örneklerini tanımladıysak da, bu şekildeki geçişler taşıl kayıtlarında her zaman olarak bulunmaz. Birçok ileri taksonun evrimi sırasındaki ara evreler bilinmemektedir ve taşıl kayıtlarında birçok yakın ilişkili türler daha küçük, fakat bununla birlikte belirgin boşluklarla ayrılırlar. Paleontologların çoğu Darwin'i izleyerek bu boşlukları taşıl kayıtlarındaki büyük eksikliğe atfetmişlerdir. 1972'de Niles Eldredge ve Stefan Jay Gould daha karmaşık, ve daha da tartışmalı bir açıklama önermişlerdir ki bunu **kesintili denge (punctuated equilibrium)** olarak adlamışlardır. Bu hipotez, yüksek taksonlara değil, yakın ilişkili türlerin ansızın ortaya çıkışlarında uygulanır.

"Kesintili denge", hem taşıl kayıtlarındaki değişim *örüntüsüne* hem de evrimsel süreçler le ilgli *hipoteze* ilişkindir. Eldredge ve Gould'ın söylediği genel örüntü, türler küçük ya da farkedilmeyecek fenoptip değişimi sergilediği uzun dönemler, bir "denge" durumundan diğer birine hızlı bir şekilde değişim ile kesintiye uğrayabilir; diğer bir deyişle, bu **durağanlık** hızlı değişim ile noktalanır (Şekil 4.18A). Bu örüntüyü, Filetik derecelilik **(Phyletic gradualism)** olarak adlandırdıkları yavaş, dereceli değişimlerin olduğu geleneksel görüşle karşılaştırdılar (Şekil 4.18B).

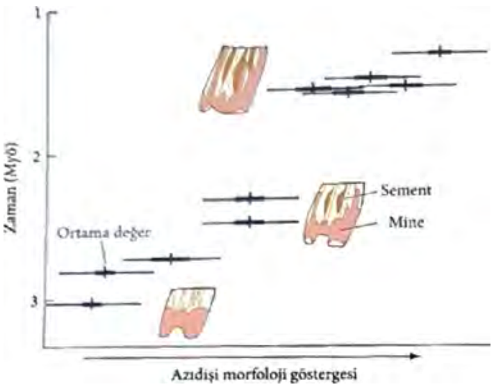
Taşıl kayıtları hem dereceli hem de kesintili örüntüye örnekler sunar. Özellikle filetik dereceliliğe, Pliosen ve Pleistosende otla beslenen tarla farelerinin (*Mimomys occitanus*) molar dişlerindeki değişim, çok iyi belgelenmiş bir örnek olarak ele alınabilir (Şekil 4.19). Bu kemirgenlerin birkaç molar özelliği bütün Avrupa'da tek yönlü olarak değişmiştir, toplumlar arasındaki gen akışı, tüm türün diş yüksekliği için seçilime bir bütün olarak yanıt vermesini sağlamıştır (Chaline ve Laurin 1986) Bunun tersine, *Metrarabdotos*, ectoproct'ların (bryozoan ya da "yosun hayvanlar" olarak ta bilinen) Miyosen cinsi, açıkça kesintili denge modelini gösterir (Şekil 4.20 Cheetham 1987). Yeni tür herhangi belirgin ara form vermeden ansızın ortaya çı



Şekil 4.17 Paralel eğilim Balanomorf yapışıkçaların filogenisi, Senozoyik içinde birkaç bağımsız soyhattında meydana gelmiş olan kavkı plaka sayısındaki azalmayı gösterir. (Bkz. Şekil 3.5). *Dikey eksen zaman değil , fakat organizasyon (plaka sayısı)derecesidir.* Çizimler Charles Darwin'nin yapışıkçalar üzerine yazdığı kapsamlı monografından alınmıştır. (Palmer 1982'den; şekiller G. Sowerby tarafından çizilmiştir, Darwin 1854'den).



Şekil 4.18 Hipotetik bir taşıl dizisine uygulandığı şekliyle evrimin üç modeli. (A) Farklı zaman dönemlerinde kaydedilmiş taşılların bir özelliği için kuramsal değerler. Bu veriler B-D şekillerinde gösterilen modellerin herhangi birine uyabilir. (B) Geleneksel "Filetik derecelilik" modeli. (C) Morfolojik değişimin yeni tür içinde oluştuğu Eldredge ve Gould'un "kesintili denge" modeli. Morfolojik evrim, hızlı olmasına karşın ekte görüldüğü gibi hala derecelidir. (D) Malmgren vd. (1983) "kesintili derecelilik" modeli.



Şekil 4.19 Filetik derecelilik: otla beslenen tarla faresi *Mimomys*'in azı dişindeki değişim. Otlar azıdişi yüzeyini aşındırır, böylece diş minesi (pembe) ve diş yüzeyinde öğütme çıkıntıları oluşturan sement (kahverengi) ile yüksek dişe sahip olmak yararlıdır. Bu birkaç özellikteki değişimin göstergesi 1.5 myö den daha fazla bir zaman içindeki dereceli artışı sergiler. Yatay çizgiler, dikey çizgiler ile gösterilmiş ortalamaların etrafındaki değişkenliği gösterir. Diş minesi, sement ve diş yüksekliğinin hepsi artar. (Chaline ve Laurin 1986'dan.)

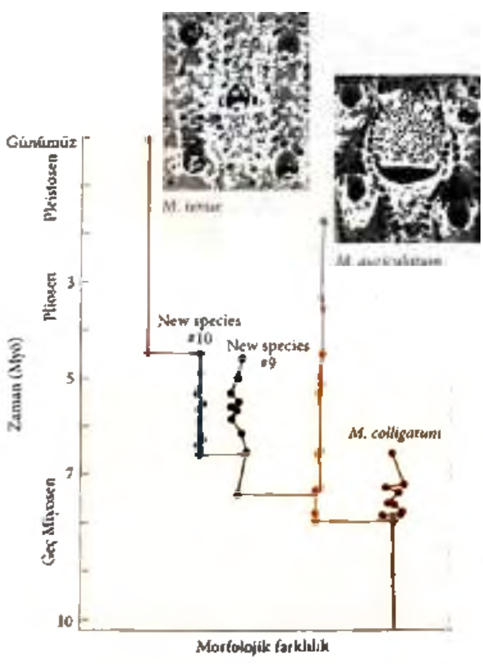
karken, tür çok küçük bir değişim ile birkaç milyon yıllık dönemde varlığını devam ettirir.

Eldredge ve Gould 'un sunduğu hipoteze göre özellikler öncelikle gerçek türleşmeyle birlikte evrimleşirler diğer bir deyişle ata türden iki türe dallanarak ayrılır. (Şekil 4.18C). Hipotezlerini, "kurucu-etkisi sonucu türleşme" ya da Ernst Mayr tarafından 1954'te önerilen ve Bölüm 16'da ele alınacak olan "komşu yurtlu türleşme" olarak bilinen modele dayandırmışlardır. Modelin önemli yanı, yeni türün, ata türden ayrılan küçük bir topluluktan evrimleştiği için aniden taşıl kayıtlarında görünmesi ve sonra, tamamen oluşup, taşıl örneğinin alındığı bölgeye göç etmesidir. Geçirmiş oldukları evrimsel değişim dereceli olabilir, fakat bu değişim hızlıdır ve türün dağılımı dışında oluşmuştur.

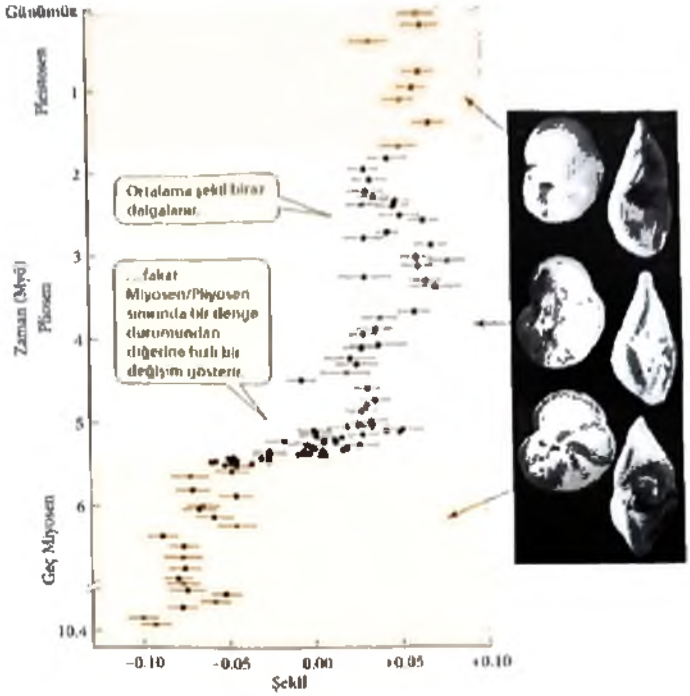
Eğer Eldredge ve Gould, buna ek olarak türleşme sürecindeki toplumlar dışında, içsel genetik "kısıtlamalardan"dan dolayı morfolojik özellikler genellikle *evrimleşemezler* önerisinde bulunmasalardı, bu hipotez çok tartışılan bir hipotez olmayacaktı. Bu öneri, yaşayan türlerin toplumlarından (bkz. Bölüm 9 ve 13) elde edilen çok önemli kanıtlar ile çelişmektedir. Evrimsel değişim, türleşme gerektirir diyen Eldredge ve Gould'un hipotezi yaygın şekilde kabul görmemiştir. Ayrıca, taşıl kayıtları, karakterlerin, uzun-durağan evreler arasında türleşmeye uğramayan topluluk içinden evrimleşebildiğini gösterirmektedir Şekil 4.18D). **Kesintili derecelilik (Punctuated gradualism)** diye adlandırılan bu model, bol olarak bulunan foraminifer adındaki kavkılı protistlerin ayrıntılı taşıl kayıtlarıyla açıklanır (Şekil 4.21). Taşıl kayıtlarında en çok rastlanan modelin, kesintili mi ya da durağan mı örüntü (Gould ve Eldredge 1993) gösterdiği (Levinton 2001) açıklığa kavuşmayı beklemektedir.

Evrimin Hızı

Evrimsel değişimin hızı, zaman içinde büyük ölçüde,, özellikler arasında, evrimsel soy hatları arasında ve aynı soy hattı içinde değişir. Bir atın dişinin yüksekliğindeki



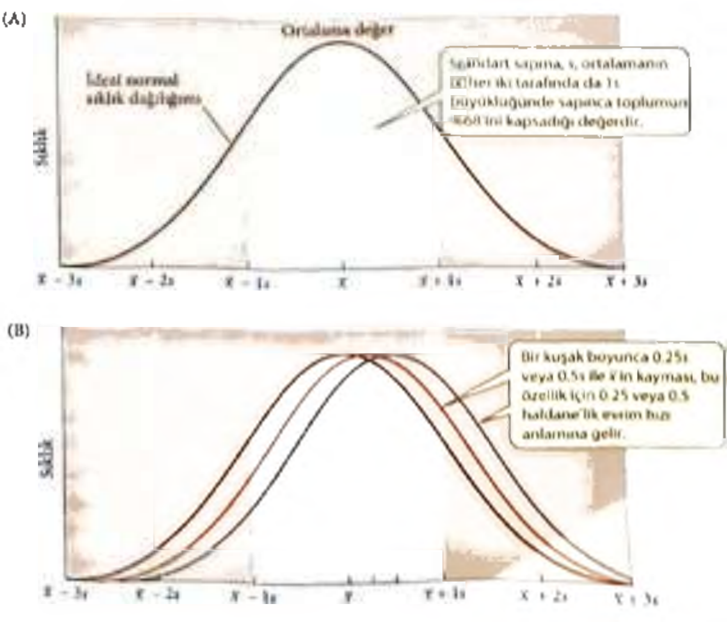
Şekil 4.20 Kesintili denge: ectoproctların (*Metrarabdotos*) filogenisi ve zamana göre dağılımı. Noktalar arasındaki yatay uzaklık örnekler arasındaki morfolojik farklılığın büyüklüğünü temsil eder. Genel model, yeni ve göreli durağan morfolojilere doğru birdenbire kaymalardan biridir. (Cheetham 1987'den; fotoğraflar Alan Cheetham'ın izniyle.)



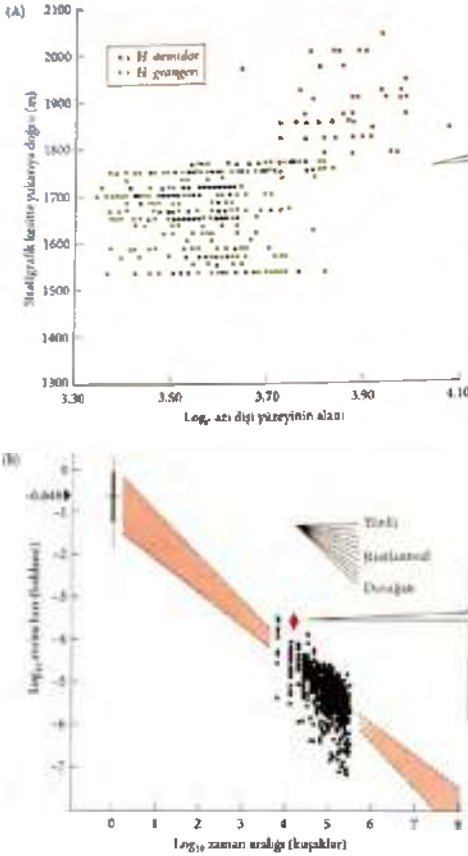
Şekil 4.21 "Kesinili derecelilik", *Globorotalia* foraminiferlerinin soy hattı içinde kavkı şeklinin evrimleşmesi örneği ile açıklandı. Geç Pleistosen (üstteki), erken Pliosen (orta), ve geç Miyosen (alt) örneklerinin iki farklı açıdan görünümleri sağda görünmektedir. Grafikte, şeklin matematiksel göstergesi taşıl örneklerinin yaşlarına karşı işlenmiştir. Bu soy hattı içinde türleşmenin oluştuğuna dair kanıt yoktur. (Malmgren vd. 1983'den.)

değişim, her bir milyon yılda birkaç milimetre (mm) olarak tanımlanabilmesine karşın, eğer başlangıçta dişin yüksekliği, 50 mm değil de 5 mm ise,1 millimetrelik artış çok daha büyük bir değişimi temsil eder. Bundan dolayı, evrim hızı mutlaktan çok, genellikle oransal değişimler olarak ölçümlerin kendi ölçeğinden çok logaritmik ölçekle tanımlanır. Evrimsel sentezin öncülerinden biri olan J. B. S. Haldane, DARWIN ismini verdiği bir değişimi milyon yılda 2.718' birim (doğal logaritmanın tabanı) olarak tanımlayarak evrim hız ölçüm birimini önerdi. Oysa, darwinin bazı eksikleri vardır ve şimdi araştırmacılar evrim hızını, kuşak başına özellik ortamasının standart sapma cinsinden değişimiyle ölçmeye yönelmiştir: taşılbilimci. Philip Gingerich (1993) tarafından HALDANE olarak isimlendirilmiş olan birim (Standart sapma topluluk içindeki değişim miktarının ölçüsüdür; bkz. Şekil 4.22A ve Bölüm 9 da Kutu B).

Özellik evrimindeki hızlar, yaşı belirlenmiş taşılların ata-döl serisi için ölçüldüğü zaman, en dikkat çekici sonuç, *ortalama evrim hızının genellikle çok düşük olmasıdır*. Örneğin, Eosen atı *Hyracotherium grangeri*'nin ilk molar dişinin boyutu biraz azalıp artmışsa da, 650,000 yılda genelde çok az değişmiştir (Şekil 4.23A).



Şekil 4.22 (A) İdeal normal sıklık dağılımı içinde değişkenin değerinin standart sapması (*s*) toplumun %68 nin bir s üstte bir *s* altta uzandığı değerdir. Değişken değerleri en fazla ortalama değerin her iki yanına değerlerin %95'ini ve %99.7'sini içine alacak biçimde 2*s* ve 3*s* kadar sapma gösterir. Verilen "ilk" sıklık dağılımı (siyah eğri), ilk ortalamadan sırasıyla kırmızı çizgi ile gösterilen dağılımın ortalamasına dek 0.25*s* ve mavi çizgi ile gösterilen dağılımın ortalamasına dek 0.5*s* lik sapma gösterir. Eğer ortalama içindeki bu kaymalar sadece bir kuşak boyunca olursa, özellik değerinin ortalamasının evrim hızı, sırasıyla 0.25 haldane veya 0.5 haldane olabilecektir.



Özellik, türler arasında ani kaymalar gösterir, oysa türlerin her ikisinde de çok küçük değişim oluşur. Örüntü "kesintili denge"yle uyuşmaktadır.

Şekil 4.23 Eosen'den at ailesinin ilk üyelerinden biri *Hyracotherium*'un ilk azı dişi büyüklüğünün evrimi. (A) Veri noktaları, bireysel örneklerin özellik değerlerininin kayaların stratigrafik kesitinde derinliğe karşı grafiğinin çizildiği durumu gösterir. (Siyah noktalar aynı ölçümlü çoklu türleri gösterir) *H. grangeri*'nin yaklaşık 650,000 yıllık (1520 metreden 1760 metreye kadar) dağılımı vardır ve çok hızlı bir şekilde farklı bir tür, *H. aemulor*, olarak tanımlanacak kadar farklı bir forma evrimleşmiştir. (B) Azı dişi büyüklüğünün evrim hızı, bir kuşak iki yıl varsayılarak veri noktaları için hesaplanmıştır. Veri noktaları zaman dilimi aralığı ile ayrılmıştır ve bu hızların logaritmalarının (haldane cinsinden) zaman aralıklarının logaritmalarına karşı grafiği çizilmiştir. Uzun zaman dilimi boyunca hesaplanan hız daha yavaştır ve bu ilişkinin eğimi (güven aralığı koyu taranmış alan ile gösterilmiştir) evrimsel değişimin tek kuşağı için hızı -0.648 log haldane ya da 0.225 haldane olabileceği izlenimini verir.

Kırmızı baklava şekli en geç bilinen *H. grangeri*'den en erken bilinen *H. aemulor*'a kadar geçiş boyunca azı dişlerinin büyüklüğündeki evriminin hızını gösterir; Aynı zaman diliminde *H. grangeri*'de gözlenen evrimleşme hızlarından daha yüksektir.

Değişiminin ortalama hızı yaklaşık 0.0000057 haldane'di (kuşak başına 2 yıl varsayılarak yaklaşık 113,000 kuşak üzerinden edilen bir medyan aralığı). En yüksek hız 0.00030 haldane'di (6745-kuşak aralığı üzerinden) (Gingerich 1993).

Aşırı düşük bir evrim hızı görülmektedir, fakat bu taşıl kayıtlarından elde edilen bu gibi verilerin çoğu için tipiktir. Bununla birlikte bu, çok uzun zaman aralıkları boyunca oluşan değişimin *ortalama* hızıdır. Bu uzun vadeli ortalama, hızlı evrimsel değişimi gizleyecektir. Eğer hız artıp azalıyorsa (örneğin, değişim görülmeyen uzun dönemlerini izleyen hızlı değişim patlamaları) ya da eğer özellik hızlı bir şekilde artıp azalıyor, fakat çok az net değişim gösteriyorsa evrim hızı saklı kalacaktır. Gerçekten hız ve yöndeki böyle değişiklikler, dikenlibalık verileri ile Şekil 4.4'te tanımlandığı gibi ince-ölçekli taşıl dizilerinde açıktır. Böylece, eğer ölçümler daha kısa zaman aralıklarında yapılırsa, daha yüksek evrimsel hızları bulmayı umabiliriz. Tam olarak gözlenen de budur (Şekil 4.23B). Bu nedenle evrimsel hızları karşılaştırmak için, hızın zaman aralığına karşı grafiğini çizmek gerekmektedir. Örneğin, *Hyracotherium grangeri* den *H. aemulor* denen forma geçişte 13,500-kuşak boyunca molar dişin büyüklüğü 0.00024'lük haldane hızı ile evrimleşti (Şekil 4.23A). Bu aynı

zaman aralığında *H. grangeri* içinde görünen en yüksek hızdan daha yüksekti (Şekil 4.23B). Bu soy hattının tarihi kesintili denge modeline örnek olmaktadır.

Uzun zaman aralıkları boyunca elde edilen ortalama net değişimler olan taşıl kayıtlarındaki değişimler, yeni bölgelere taşınmış ya da insanın neden olduğu çevresel değişikliklerden etkilenmiş türlerde, birkaç yüzyıl içinde (ya da daha az) hemen hemen değişmeyen bir biçimde, gözlemlenenden çok daha düşük hızları sergiler. Örneğin, Kuzey Amerika'ya Avrupa'dan getirilen ev serçeleri, yaklaşık 100 kuşak boyunca kanat ve gaga uzunluğunda 0.024 haldane kadar hızlı değişimleri açıkça göstermiştir ve verilen bitkilerle beslenmeye uyum sağladıkça sabun böceğinde (Hemiptera) hortum uzunluğu 0.010'dan 0.035 haldane'e dek değişen bir hızda arttı, (Hendry ve Kinnison 1999; bkz. Şekil 13.3). Bu hız, *Hyracotherium* türleri arasındaki hızlı geçiş sırasındaki diş evriminden yüz kattan daha büyük değerdedir. Eğer özellikler binlerce ya da milyonlarca yıl içinde tek bir yönde, üstelik onlarınkinden daha yavaş bir hızda evrimleşirse, canlılar, olduklarından çok farklı olacak ve bundan yıllar önce fareler en iri dinazorlardan bile daha büyük olacaktı. Evrimsel değişimler çok hızlı olabilir, fakat yüksek hız uzun süre sürdürülebilir değildir.

Özet

1. Taşıl kaydının aşırı derecede eksik olduğu, hem jeolojik hem de biyolojik kanıtlardan bellidir. Yine de, çok sayıda evrimsel tarih çok iyi bilinmektedir.
2. Türler içindeki değişimin olağanüstü ayrıntılı kayıtları, özelliklerin genelde dereceli evrimleştiğini, toplamda çok küçük değişikliklerle hızlı bir şekilde dalgalanabileceğini ya da oldukça hızlı bir şekilde değişebileceğini göstermektedir.
3. Örneğin kuş, memeli, balina ve *Homo* cinsi gibi bazı yüksek taksonların kökeni taşıl kayıtlarında belgelenmiştir. Bu örnekler, bireysel özellikler içinde hem mozaik evrimi hem de dereceli değişimi gerektiren dereceli evrimi gösterir. Ara formun, bir taksonun içinde mi yoksa bir başkasının içinde mi sınıflandırılacağı kararı çoğunlukla keyfidir.
4. Bazen özelliklerin biçimindeki değişiklikler onların işlevlerindeki temel değişimlerle birlikte evrimleşir.
5. Filogenetik analizlerden çıkarsandığı gibi, taksonların göreceli oluşum zamanları çoğunlukla taşıl kayıtlarındaki göreceli ortaya çıkış zamanlarına uymaktadır.
6. Çoğunlukla doğal seçilime dayandırılan evrimsel eğilimler taşıl kayıtlarında belirgindir. fakat bu eğilimler akraba soy hatlarında geriye dönebilir.
7. Türler uzun zaman dilimleri boyunca çok az değişiklik (statis) gösterebilir ve sonra yeni fenotiplere hızlı bir şekilde kayabilirler. "Kesintili denge" terimi hem bu modele, hem de geniş ölçüde kabul görmemiş olan, morfolojideki çoğu değişikliğin yeni türlerin evrimi ile birlikte (diğer bir deyişle soy hatlarının ayrılması) oluşması hipotezine uyar.
8. Evrimleşme hızları çok değişkendir. Uzun zaman dilimleri boyunca ortalamaları alınınca bireysel özellikler tipik olarak düşük evrim hızı sergiler. Fakat daha ayrıntılı taşıl kayıtları, özelliklerdeki hızlı, kısa dönem dalgalanmaları gösterir.

Terimler ve Kavramlar

başkalaşmış kaya
Cope kuralı
çağ
derece
Dollo yasası
dönem
durağanlık
evrimin hızı
evrimsel eğilim
filetik derecelilik
jeolojik zaman ölçeği (ve onun bileşeni dönemler, çağlar ve devirler)
kesintili denge (punctuated equilibrium)
kesintili derecelilik (punctuated gradualism)
levha tektoniği
magmatik kaya
radiyometrik yaş belirleme
tabaka
tortul kaya
zaman

İleri Okuma Önerileri

S. M. Stanley'in *Earth System History* (W. H. Freeman, New York, 2005) kitabının ikinci baskısı paleontolog bakış açısı ile jeolojik süreçlere, Yerkürenin tarihine ve yaşamın tarihindeki temel olaylara kapsamlı bir başlangıçtır. Paleontoloji üzerine diğer yararlı çalışmalar, R. L. Carroll'un ayrıntılı ve bol resimli *Vertebrate paleontology and evolution* (W. H. Freeman, New York, 1988); ve çok sayıda konu üzerine kısa ve öz yetkin denemeler koleksiyonunu içeren D. E. G. Briggs ve P. R. Crowther (Blackwell Publishing, Oxford, 1990) tarafından düzenlenen *Paleobiology: A synthesis* kitabı.

Human evolution: An illustrated introduction (Blackwell Publishing, Oxford, 2005) R. Lewin tarafından yazılmış insan evriminin tarihine yeni ve çok iyi anlaşılabilir bir giriştir.

S. J. Gould ve N. Eldredge'in hipotezleri hakkında sonraki denemelerinden biri "Punctuated equilibrium comes of age" (*Nature* 366:223-227, 1993). Kesintili denge hipotezinin eleştirisi için, J. S. Levinton'un *Genetics, paleontology, and macroevolution* (Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001) adlı kitabın ikinci baskısına bkz.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. "Zaman Ortalanması" (Time-Averaging) ile farklı zaman evrelerine ait taşıl örneklerini tek bir örneklemde birleştirme uygulaması kastedilir. Bell'in dikenli balıklar üzerindeki çalışmasına bkz. (Şekil 4.4). Eğer 20,000 yıla yayılan örnekleri, 5000 yıllık evrelerle bölünmüş olarak teşhis etmektense, tek bir grupta toplasaydı, veriler nasıl görünecekti?
2. DNA dizilerinin (ve diğer özelliklerin) evrimsel hızı genelde yaşayan türlerin üyesi olduğu taksonlara ait taşıl üyelerin yaşı ile ayarlanır (bkz. Bölüm 8). Taşıl kayıtlarındaki eksiklikler bu yolla elde edilmiş evrimsel hız tahminlerini nasıl etkilemektedir? Olası hızların değer aralığına sınırlar koyabilmenin bir yolu var mıdır?
3. İdeal bir taşıl kaydı, araştırmacıların, filetik derecelilik, kesintili denge ve kesintili derecelilik örüntülerini birbirinden ayırmasını mümkün kılacaktır (bkz. Şekil 4.18). Siz nasıl yapardınız? Taşıl kayıtlarındaki eksiklikler bu örüntüleri birbirinden ayırmayı nasıl zorlaştırmaktadır?
4. Yaratılışçılar taşıl kayıtlarının yüksek taksonların başlangıcına işaret eden ara geçiş formlarını bulundurduğunu red etmektedirler. Bazıları *Archaeopteryx* hakkında onun tüylere sahip ve uçuyor olmasından dolayı bir kuş olduğunu, bir ara geçiş formu olmadığını söylemektedir. Bu savı değerlendiriniz.
5. Eldredge ve Gould'un kesintili denge olarak adlandırdıkları örüntüyü anlatmak için geliştirdikleri hipotezi düşününüz. Eğer hipotez ya da doğru olsaydı, evrim hakkındaki saklı olan anlamlar neler olurdu?
6. Bir toplumda fenotipik bir özellikteki değişim ancak bir genetik temeli varsa evrimsel değişim olarak kabul edilir. Canlıların özelliklerinin maruz kaldığı çevreden doğrudan etkilenerek değişmeleri evrim değildir. Değişimlerin genetik tabanlı olup olmadıklarını belirlemek için soyu tükenmiş canlıları çiftleştiremeyeceğimize göre hangi fenotipik değişimlerin evrim hangilerinin evrim olmadığına nasıl karar verebiliriz? (a) Dikenlibalıklarda dorsal diken sayısında 65 bine karşı 60 bin yıllık farkı (Şekil 4.4B) (b) aynı özellikteki 70 bine karşı 25 bin yıllık farkı ve (c) *Morganucodon* (4.10F) ile *Procynosuchus*'un arka dişlerinin şeklindeki (4.10C) farkı düşünün. Bazı durumlarda diğerlerine göre farkın evrimleşmiş bir fark olduğundan daha emin olabilir miyiz?
7. Bu bölümde yapışıkçalar ve atlar için örneklerle açıklandığı gibi eğilimlerin olası nedenleri nelerdir? Düşünebildiğiniz her nedenin geçerliğini nası değerlendirebilirsiniz?

Yerkürede Yaşamın Tarihi

5

Dünyanın 3,500,000,000 yıl önceki durumuna yani yaşamın başladığı zamana geri dönmek mümkün olsaydı sadece bakteri benzeri hücreler görebilirdik. Bu hücrelerin arasında tanınmayacak kadar uzak ve farklı akrabalarımız da vardı. Eğer zaman içinde yolculuk yapabilseydik, günümüze kadar geçen zamanı konu alan bir tiyatro oyunu tahmin edebileceğimizden çok daha muhteşem ve inanılmaz olurdu; bir yazarın hayal edebileceğinden çok daha şaşırtıcı özellikleri ve rolleri olan milyonlarca türün sahne aldığı, oynadığı ve genellikle öldüğü bir gezegen tiyatrosu.



Kambriyan deniz yüzeyinden bir sahne. Burgess Shale'de bulunan taşıllardan (bkz. sayfa 97) esinlenerek, 500 milyon yıl öncesinde, yaşamın dramı üzerine bir sanatçının yorumu. Resimde görülen türler: Pençeli eklembacaklı avcı *Anomalocaris* ve toprağı kazabilen kordat *Pikaia*. Sivri uçlu *Hallucigenia* ve fincansı *Marrella*, deniz tabanında gösteriliyor (Art © John Sibbick/NHMPL).

Bu bölüm, yaşamın büyük tarihinde türlerin kökeni, farklılaşması ve yok olması gibi bazı önemli noktaları açıklayacaktır. Bu konularda, jeolojik ve paleontolojik kanıtların yanı sıra canlıların filogenetik analizleri de kritik bilgiler sağlamıştır.

Bu bölümde ezberlemek isteyebileceğinizden çok daha fazla bilgi var. Bu bölümü bir bilgi kaynağı olarak kabul edebilir ya da tüm zamanların en iyi öykülerinden biriyle ilgili bir yazı olarak da okumaktan zevk alabilirsiniz. Ancak italik yazılan önemli bazı noktalar var ki, bunları iyi eğitimli bir biyoloğun bilmesi gerekir. Bu bölümü okurken, aşağıdaki genel bazı olayların örneklerine dikkat ediniz.

1. Okyanusların ve toprak kütlelerin dağılımı ve iklimler zaman içinde değiştiler, bu da canlıların coğrafi dağılımlarını etkiledi.
2. Yeni canlılar türedikçe ve yok oldukça, biyotanın taksonomik yapısında sürekli değişimler oluştu.
3. Belli zamanlarda türlerin soyları daha hızlı tükendi (kitlesel yok oluş)
4. Özellikle kitlesel yok oluşlarının ardından, yüksek taksonlardaki farklılaşma çok daha hızlı oldu.
5. Yüksek taksonlardaki farklılaşma hem türlerin sayısındaki artışı hem de formlarında ve ekolojik davranış biçimlerindeki çeşitliliği kapsar.
6. Bazı durumlarda yok olmuş taksonun yerini akraba olmayan ama ekolojik açıdan benzer taksonlar aldı.
7. Birbiriyle akraba olan yüksek taksonların ataları, genelde sonraki kuşaklara göre morfolojik olarak birbirlerine çok daha yakın, ekolojik olarak daha genelleşmişlerdir.
8. Geçmişte yüksek taksonda var olmuş olan çeşitli canlı formlarından sadece bir kaçı uzun vadeli kalıcı olmuştur.
9. Pek çok taksonun coğrafi dağılımları büyük ölçüde değişmiştir.
10. Zaman içinde, Dünya'nın canlı varlığının bileşimi bugünküne çok fazla benzemeye başladı.

Yaşam Başlamadan Önce

Pek çok fizikçi, *evrenin* sonsuz yoğunluktaki bir noktadan 14 *milyar yıl önce* (14,000,000,000 yıl önce) büyük bir patlamayla (big bang) bugünkü halini aldığı konusunda fikir birliğindedir. Büyük patlamadan hemen sonra elementer tanecikler, hidrojeni oluşturdu. Hidrojen ise sonunda diğer elementleri oluşturdu. Galaksimiz yaklaşık olarak 10 milyar yıl önce toz ve gaz bulutunun dağılması ile oluştu. Evrenin tarihi boyunca madde sürekli olarak (özellikle yıldız patlamalarıyla—süpernova) yıldızlararası boşluğa itilmiş, ikinci ve üçüncü nesil yıldızları oluşturmuştur (Güneş de bunlardan biridir). Radyometrik olarak işaretlenmiş meteor ve aydan alınan kaya parçalarına göre, *Güneş sitemimiz bundan 4,6 milyar yıl önce oluştu.* Aslında dünya da aynı yaştadır, fakat yer kabuğunun bazı plakalarının diğerlerinin altına girmesi (subduction) gibi jeolojik hareketleri sonucunda (Şekil 4.1), bilinen en eski kayalar daha genç olup, 3,8 milyar yıl öncesine aittir. Büyük bir ihtimalle, dünya birçok küçük kütlenin çarpışması ve bir araya gelmesiyle oluştu ki bu olayların etkisiyle muazzam bir ısı ortaya çıkmış olmalı.

Dünya ilk zamanlarda soğurken katı bir kabuk oluşturdu ve bu sırada gazlar ortaya çıktı. *Bu gazlar arasında su buharı da vardı ama oksijen çok azdı.* Dünya soğurken, akışkan su ile okyanuslar oluştu (muhtemelen 4,5 milyar yıl önce), ve kısa sürede de bugünkü tuzluluk oranlarına ulaştılar. Bundan 4 milyar yıl önce muhtemelen pek çok küçük öncül kıtalar vardı, büyük toprak kütlelerin oluşumu ise bundan 1 milyar yıl sonraya denk gelebilir.

Yaşamın Ortaya Çıkışı

"Canlı" olarak nitelendirilebilecek en basit şeyler, moleküllerin karmaşık bir şekilde biraraya gelmesiyle oluşmuş olmalı. Doğal olarak bu bileşimler taşıl kaydı (taşıl kaydı) bırakmış olamaz. Dolayısı ile ancak kimya ve matematik kavramları, laboratuvar deneyleri ve bilinen en küçük canlı formlarından elde edilen çıkarımlarla yaşamın başlangıcı hakkında model geliştirebiliriz.

Canlının tanımını yapmak zor olsa da, dışardan enerji alan, kendini çoğaltmak için bu enerjiyi kullanabilen ve evrimleşen molekül birleşkelerinin "canlı" olduğu genel kabul gören bir görüştür. Bildiğimiz canlılarda bu işlevler, kendini kopyala-

yan ve bilgiyi taşıyan nükleik asitler ve nükleik asitleri kopyalayan, enerjiyi dönüştürebilen ve kısmen de olsa fenotipi oluşturan proteinler tarafından gerçekleştirilir. Bu bileşenler lipid zarlardan oluşan bölmelerde (hücre) bir arada tutulur.

Canlılar ya da yarı canlılar birden fazla sefer ortaya çıkmış olabilecekleri gibi, *bildiğimiz tüm canlıların aynı ortak atadan geldiğini kesinlikle söyleyebiliriz*; çünkü rastlantısal olabilecek pek çok ortak özellikleri vardır. Örneğin canlılar proteinlerin yapı taşları olan aminoasitleri sadece L optikal izomerler formunda sentezlerler. Abiyotik sentez sırasında L ve D optikal izomerlerinin sentezlenme olasılıkları eşit olmasına rağmen işlevsel bir protein sadece bir izomer tipinden oluşturulabilir. D izomerleri de aynı şekilde çalışabilirdi. Tüm canlıların tek kökenliliğine işaret eden diğer özellikler arasında rastlantısal genetik kodların ve protein sentez makinesinin evrenselliği sayılabilir.

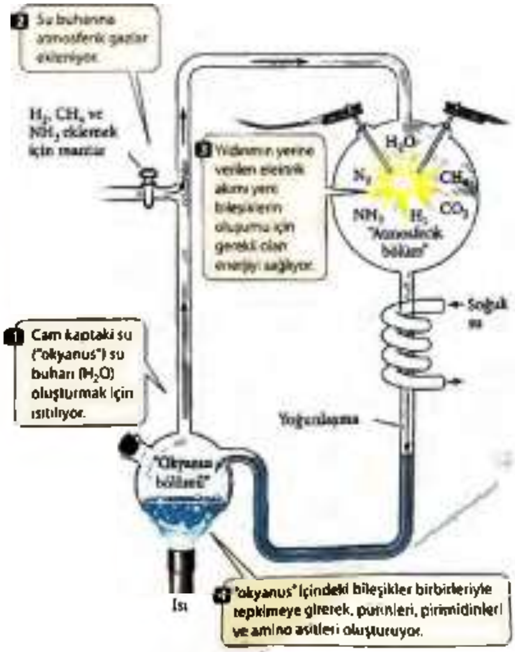
Yaşamın başlangıcını açıklamadaki en zor problem şudur: yaşayan sistemlerdeki nükleik asitlerin eşlenme (replikasyon) için yine nükleik asitlerin kodladığı proteinler gereklidir. Bu ve benzeri engellere rağmen, yaşamın nasıl başladığını daha iyi anlamamızı sağlayan önemli aşamalar kaydedilmiştir (Orgel 1994, Maynard Smith ve Zathmary 1995; Rasmussen vd. 2004).

İlk olarak, karmaşık organik moleküllerin yapıtaşları olan *basit organik moleküller, abiyotik kimyasal tepkimeler (reaksiyon) sonucu üretilebilirler*. Stanley Miller meşhur deneyinde, içerisinde metan (CH_4), amonyum (NH_3), hidrojen gazı (H_2) ve su (H_2O) bulunan bir atmosfere elektrik akımı yüklediğinde, amino asitler, hidrojen siyanid (HCN) ve formaldehit (H_2CO) gibi bileşikler oluştuğunu, dahası bu bileşiklerin tepkimeye girerek şekerler, aminoasitler, pürin ve pirimidinlerin de oluştuğunu buldu (Şekil 5.1).

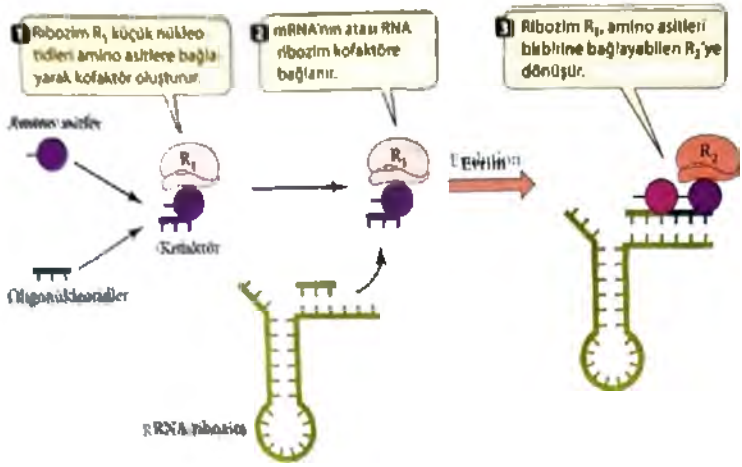
Bu ve benzeri basit moleküller kendini eşleyebilen polimerler oluşturmuş olmalı. Kil ve çamura bağlanmak ya da suyun buharlaşması ile derişimin artması polimerleşme için (örneğin aminoasitlerin) ortam oluşturmuş olabilir. Büyük olasılıkla, kendini eşleyebilen kısa RNA'lardı (ya da RNA benzeri moleküller). *RNA'nın kendini eşlemek gibi katalitik özellikleri vardır*. Bazı RNA dizileri (ribozimler) diğer oligonükleotidleri kesebilir, bölebilir ya da uzatabilir; kısa RNA şablonları da serbest nükleotidleri kullanarak tamamlayıcı dizileri kendi kendine katalizleyebilirler. Yapılan son çalışmalar, yüzeyine RNA yapışmış kil parçalarının lipid bir zar oluşumunu ve daha sonra da aminoasitlerin polimerleşmesi ile kısa proteinlerin oluşumunu katalizlediğini göstermiştir. Böylelikle, öncü bir hücre içinde bulunması gereken, kendini eşleyebilen RNA gibi temel bileşenler kimyasal süreçler sonucunda ortaya çıkabilir.

Doğal seçilim ve evrim kendini eşleyen cansız sistemler için de geçerlidir. Sol Spiegelman (1970 yılında), bazı RNA moleküllerini, RNA polimeraz (QB faj virüsünden özütlenmiş) ve nükleotid bazları aynı ortama koyduğunda, farklı RNA'ların polimerazlar tarafından farklı hızlarla eşlendiğini ve buna bağlı olarak ortamdaki oranların da değiştiğini gördü. Bu deneylerde, yaşayan bir sistemden (virüs) özütlenen polimerazlar kullanıldığı için yaşamın başlangıcındaki koşulları sağlamasa da, eşlenen moleküllerin evrimi açıkça gösterilmiştir.

Uzun RNA molekülleri ise verimli bir şekilde eşlenemezdi çünkü bu moleküllerin kimliklerini korumasının önüne geçecek derecede yüksek bir mutasyon hızı olurdu. Büyük genomlar, ancak birbiriyle koordine çalışan iki ya da daha fazla makromolekülün birbirinin eşlemesini katalize etmesi ile evrimleşebilirdi. Muhtemelen ilk başta eşleme yavaştı ve güvenilmezdi, ancak çok daha sonraları modern canlıların ihtiyacı olan doğruluk düzeyine ulaştı. Buna ek olarak, şüphesiz pek çok



Şekil 5.1 Miller'in erken Dünya koşullarını oluşturabilmek için kullandığı deney düzeneği. Deneylerinde soğuma ve yoğunlaşma döngüleri sonucunda prebiyotik organik bileşikler oluşmuştu.



Şekil 5.2 Polipeptid sentezi ve genetik kodun ortaya çıkışı ile ilgili bir hipotez. Bir RNA ribozim (yeşil, RNA'nın atası), bir kofaktöre bağlanır. Bu kofaktör, ilkel bir koda göre bir amino asidi ve kısa oligonükleotidi birbirine bağlayan başka bir ribozim (R_1) tarafından oluşturulmuştur. Bu sistem, modern ribozomun atası olan R_2'ye evrimleşir ve amino asitleri birbirine bağlar. (Maynard Smith ve Szathmáry 1995.)

farklı oligonükleotidler kendilerini eşleyebilirler. Proteinlerden önce, fenotip yerine sadece genotip vardı. Yani ilk genlerin aslında özel bir baz sıralamasına ihtiyacı yoktu. Dolayısı ile kuşkucuların sık sık iddia ettiği gibi özel bir nükleik asit dizisinin oluşma olasılığının (50 bazlık bir dizinde 4^{50} de 1 şans) düşük olduğu tartışmasının dayanağı yoktur.

Protein enzimlerin ortaya çıkışı ise belki de çözülmemiş en büyük problemdir. Eors Szathmáry, bu işlemin kendi kendine eşlenme sırasında, kısa oligonükleotidlere bağlanmış aminoasitlerden oluşmuş kofaktörlerin, RNA ribozimlerinin yardımıyla başladığını öne sürmüştür. (Şekil 5.2). Günümüzdeki pek çok kofaktörün nükleotid bileşenleri vardır. Bir sonraki aşamada böyle birkaç aminoasit-nükleotid kofaktörleri bir araya gelmiş olabilir. Sonuç olarak, ribozimler ribozoma, kofaktörlerin oligonükleotid kısımları transfer-RNA'ya, aminoasit bileşikleri de katalitik proteinlere dönüştü. Lipid bir zarf içinde bulunan benzeri makromolekül bileşikler ilk hücrelerin oluşumuna öncülük etmiş olabilirler (bu aşama ve şimdiki bildiğimiz hücreler arasında pek çok başka özellikler gelişmiştir).

Prekambrian Yaşam

Prokaryotlar

2,5 milyar yıl öncesi Arkean dönemi ve 2,5 milyar yıl ile 542 milyon yıl arası Proterozoik zamanı **Prekambrian** zamanı olarak anılır. Bilinen en eski kayalar (3,8 milyar yıl) yaşamın varlığına işaret eden karbon depozitleri içerir. *Yaşama dair ilk ve oldukça kesin kanıtların tarihi bundan 3,5 milyar yıl öncesine kadar uzanır*. Bu kanıtlar, bakteri benzeri mikro taşıllar ve bugün benzerleri ılık denizlerde bulunan siyanobakterilerin (mavi-yeşil bakteri) oluşturduğu tepecik (stromatolitler, Şekil 5.3) tabakaları formundadır.

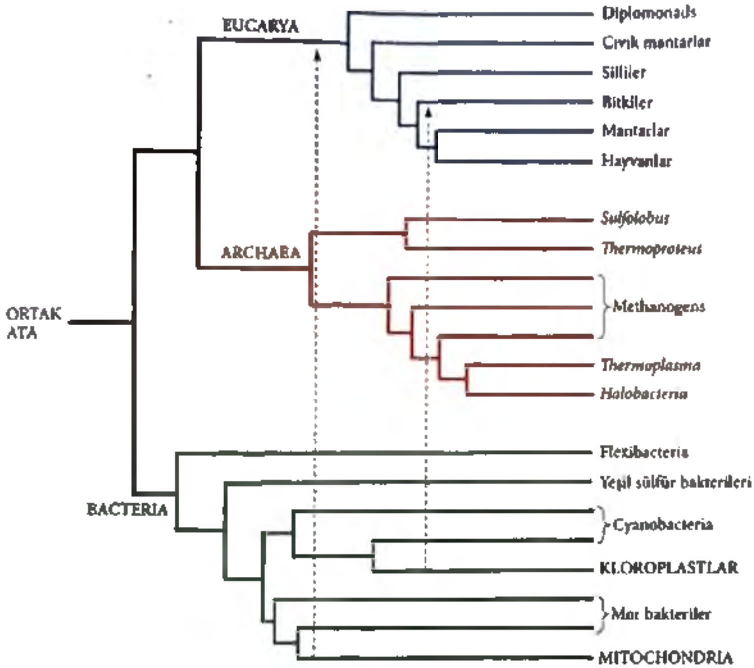


Şekil 5.3 Avustralya'daki Shark Koyu'nda yaşayan siyanobakteriler tarafından oluşturulmuş Stromatolit (taşıl tabakası). Benzer yapılar Arkean dönemi kayalarında da bulunur. (Yazarın çektiği fotoğraf.)

İlk atmosferin genel olarak çok az oksijen içerdiği düşünülmektedir, bu nedenle de ilk canlılar anaerobikti. Siyanobakterilerde ve diğer bakterilerde *fotosentez yeteneği geliştiğinde, oksijen atmosfere katılmaya başladı*. Yaklaşık 2,2 milyar yıl önce, büyük miktarlarda organik maddenin gömülmesi ve oksidasyonunun engellenmesi (Knoll 2003) gibi bazı jeolojik olaylar sonucunda atmosferik oksijenin derişimi oldukça arttı.

Oksijen miktarı arttıkça, pek çok canlı aerobik solunum özelliği ve aynı zamanda da hücreyi oksidasyona karşı koruma mekanizmaları geliştirdi.

Günümüzde canlılar, Ökaryotlar (bütün ökaryotik canlılar) ve iki prokaryot grubu (Arkea ve Bakteriler) olarak 3 aleme ya da "domain"e ayrılır



Şekil 5.4 Yaşam ağacının temel dalları: Üç alem ile bunların arasındaki bazı soyların ilişkilerini gösteren günümüzdeki geçerli hipotez. Mitokondri ve kloroplastın kökeni olan bakteri soylarına dikkat ediniz. Noktalı çizgiler, bu soylarla erken dönem ökaryotları arasındaki endosimbiyotik ilişkiyi göstermektedir. (Knoll 2003 ve diğer kaynaklardan.)

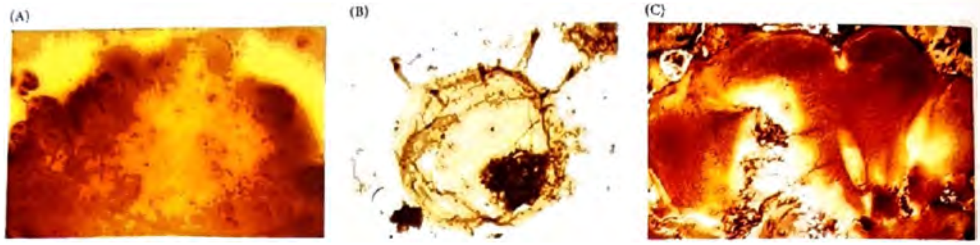
(bkz. Şekil 2.1). *İki milyar yıl boyunca (yaşamın tarihinin yarıdan fazlası) bu iki prokaryotik alem dünya üzerindeki tek yaşam formuydu.* Bugün, pek çok Arkea anaerobiktir ve sıcak su kaynakları gibi olağanüstü ortamlarda yaşarlar (bu gruba ait bir tür, modern moleküler biyoloji ve biyoteknolojide kullanılan PCR'de (polimeraz zincirleme tepkimesi) kullanılan DNA polimerazın kaynağıdır).

Bakteriler metabolik kapasiteleri bakımından oldukça farklıdır ve pek çoğu da fotosentetiktir. Prokaryotların moleküler filogenetik ve ökaryotların çekirdek genlerinin analizi Arkea ve Ökaryotların birbirleri ile bakterilerden çok daha yakın olduğunu göstermiştir (Şekil 5.4). Alemlerin kendi içinde ve birbirleri arasında olan ilişkilerde bazı DNA dizilerinin ortaya çıkardığı çelişkili sonuçlar, aslında yaşamın erken tarihi sırasında yani henüz bütünleşmiş ve oturmuş genomlar oluşmadan önce, önemli bir miktarda yatay gen geçişi olduğuna işaret eder (Woose 2000). Ancak çok daha sonraları, hücreler o kadar karmaşık hale geldiler ki, yabancı DNA'nın genoma katılması işlevlerin kaybına yol açtı.

Ökaryotlar

Yaşamın tarihinin önemli olaylarından biri ökaryotların ortaya çıkmasıdır. Ökaryotların önemi, hücresel iskelet (cytoskeleton) yapıları ve içinde mitotik iplikçikler ve kromozomlar bulunan çekirdek gibi özelliklere sahip olmalarındandır.

Çoğu ökaryot, yeniden birleşim (recombination) ve eşeyli üremenin temeli olan mayoz ile bölünebilir. Ökaryotların hemen hepsi mitokondriye ve pek çoğu kloroplasta sahiptir. Bağırsak paraziti Giardia gibi bazı ökaryotik protistlerde mitokondri bulunmaz ama çekirdek kromozomlarında bulunan bazı genlerin diğer ökaryotların mitokondri genlerine benzeşiklik (homology) göstermesi, atalarının bir zamanlar mitokondriler olduğunu gösterir. (Mitokondriden çekirdeğe gen transferi çok iyi belgelenmiş bir olaydır—hatta deneysel maya toplumlarında bu olay gözlemlenmiş ve kayıtlara geçmiştir).

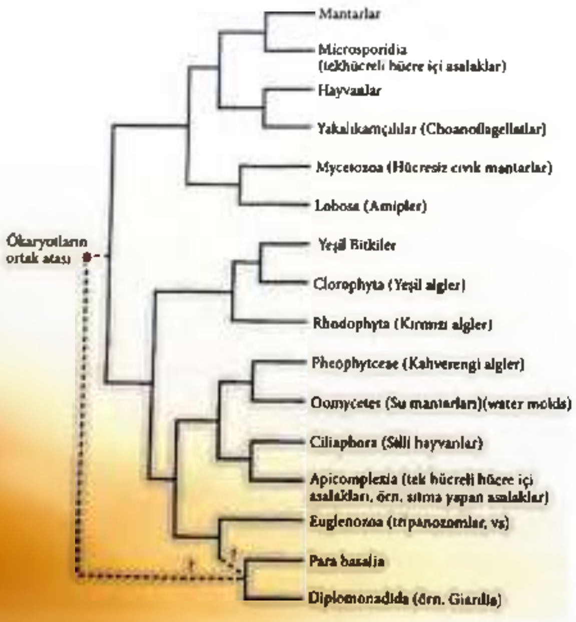


Şekil 5.5 Bazı Proterozoik taşıllar. (A) *Eoentophysalis* siyanobakterisine ait 1,5 milyar yıllık koloni. (B) kuzey Avustralya da 1,5 milyar yıllık bir katmanda bulunan tek hücreli bir ökaryot, acritarch alga (bilinen en eski taşıl planktonlardan biri), Tappania. (C) Geç Proterozoik döneme ait (yaklaşık olarak 590 milyon yıl önce) çok hücreli kırmızı alg. (A. H. Knoll 2003'ün izniyle.)

Mitokondri ve kloroplastlar, daha sonra endosimbiyotik öncül ökaryotları oluşturacak olan *bakteriler* tarafından yutulmuşlardır (Margulis 1993; Maynard Smith ve Szathmáry 1995, bkz. Şekil 5.4). Bu organeller, yapısal olarak ve DNA dizilerindeki benzerlikleriyle bakterileri andırırlar. Mitokondriler mor bakterilerden (*E.coli*'nin de içinde bulunduğu grup) türemişlerdir. Kloroplastlar ise birden fazla ökaryotik dal (belli bir ortak soydan gelen canlı takımını kapsayan filogenetik soy hattı) içinde görünürler; bunun nedeni de siyanobakterilerden en az altı ya da dokuz kere ortaya çıkmış olmalarıdır.

Her ne kadar kimyasal kanıtlar ökaryotların ortaya çıkışını bundan yaklaşık olarak 2,7 milyar yıl önce olarak ileri sürse de, en eski ökaryot taşılları 1,5 milyar yıl öncesine aittir (Şekil 5.5). Ökaryotlar büyük ihtimalle artan azot sayesinde çok hızlı çeşitlendiler. Ökaryotların aslında eski ders kitaplarında anlatılan 5 alemden çok daha fazla grupları vardır. Alglerin ve protozoonların pek çok soyları, birbirlerinden bitki, mantar ve hayvan alemleri kadar uzaktır (Şekil 5.6). Hayvanlar ve mantarların, diğer ökaryot soylarına göre birbirlerine daha yakın oldukları görülmektedir.

Ökaryotların ortaya çıkmasından bir milyar yıl sonra, neredeyse hemen bütün ökaryotlar tek hücreliydi ve çoğu hâlâ öyledir. Canlılık tarihindeki önemli bir olay *çok hücreli canlıların* birbirinden bağımsız olarak farklı gruplar içinde *evrimleşmesidir*. Çok hücrelilik büyük yapı ve ayrıntılı organ sistemleri için bir ön koşuldur. Dokuların ve organ sistemlerinin evrimi için *gen düzenlenmesi (farklı genlerin farklı hücrelerde anlatımını kontrol eden mekanizmalar) yollarının evrimleşmesi gerekti.*



Şekil 5.6 DNA dizi analizi sonuçlarına göre ökaryotların ana soy hatlarının filogenetik değerlendirmesi. Geleneksel sınıflandırmada, bunlardan sadece bazıları "Alem" olarak kabul edilmişlerdi. Parabasalia'nın ve Diplomonadida'nın (her ikisi de mitokondrisiz, tek hücreli parazitler) konumları kesin değildir (Baldauf vd. 2000 ve McGrath ve Katz 2004'den).

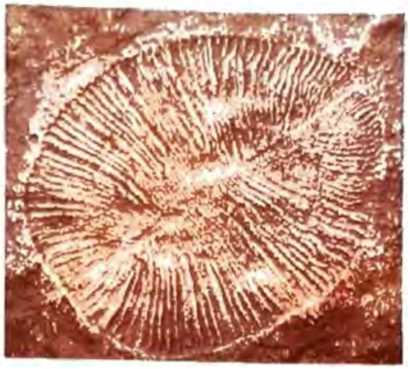
Proterozoik yaşam

Çok hücreli hayvanlara ait en eski taşıllar yaklaşık olarak 640 milyon yıl öncesine aittir. İlk hayvan taşılları arasında geç Proterozoik (yaklaşık 600 milyon yıl önce) ve erken Kambriyan dönemine ait EDIAKARAN FAUNASI olarak bilenen canlılar vardı. Bu hayvanların çoğu yumuşak vücutlu, iskeletsiz, düz yapılı ve deniz tabanında sürünen ya da ayakta duran canlılardı (Şekil 5.7). Sonraki hayvanlar düşünüldüğünde sınıflandırılmaları zor olsa da, bazıları Knidarya ve Bilateria'nın türediği grupları oluşturmuş olabilir.

(A)



(B)



Şekil 5.7 Ediakaran faunasına ait üyeler (A) *Mawsonites spriggi*, kesin olmamakla birlikte deniz şakayığının (Cnidaria) akrabası olabilir. (B) solucan benzeri *Dickinsonia costata*'nın diğer hayvanlarla gerçek ilişkisi bilinmiyor (A © The Natural History Museum, London; B ©Ken Lucas/ Visuals Unlimited)

Paleozoik Yaşam: Kambriyan Patlaması

Paleozoik zamanı Kambriyan dönemi ile, yaklaşık 542 milyon yıl önce başladı. İlk 10 milyon yıl boyunca hayvan çeşitliliği azdı, 10 ila 25 milyon yıl arası dönemde ise nerdeyse bütün *modern filumların, iskeletli deniz* hayvanlarının ve hatta pek çok soyu tükenmiş grubun *taşıl kayıtları ortaya çıkmaya başladı*. Bu aralık brachiodopodların (Şekil 5.8a), trilobitlerin (Şekil 5.8b), eklembacaklıların, yumuşakçaların (mollusca) ve derisidikenlilerin (echinoderm) diğer sınıflarının ilk ortaya çıktığı zamana işaret eder. British Colombia'daki Burgess Shale bölgesinde oldukça iyi korunmuş olan Kambriyan dönemine ait faunada (Şekil 5.9, bölüm başlangıcındaki fotoğraf), sonra gelen hayvanlardan oldukça farklı canlılar vardır. Kambriyan döneminde farklılaşan canlılar arasında çenesiz omurgalılar (agnatha) vardı. Yeni keşfedilen erken dönem Kambriana ait Haikouichthy'nin gözleri, solungaç cepleri, sırt ipliği (notochord), parçalı kas sistemi ve diğer özellikleri larva formundaki lampreye (benzer (Şekil 5.10A, Shu vd., 2003). Geç dönem Kambriyan conodontların ise hücresel kemikten dişleri vardı (Şekil 5.10B). Hayvanlarda bilinen farklı temel vücut yapılarının (Bauplan olarak da bilinir, Almanca yapı planı demektir) çoğunun Kambriyan döneminde (belki de canlılık tarihinin en dramatik uyumsal yayılımı) evrimleştiği açıktır.

"Kambriyan patlaması" adı verilen bu farklılaşmanın nedeni pek çok yoğun tartışmanın konusu olmuştur (Erwin 1991; Lipps ve Signor 1992). Bu kadar kısa sürede bu kadar büyük değişiklik nasıl ve niye oluştu? Gregor Wray vd.(1996) DNA dizin farklılıklarını, moleküler bir saat gibi kullanarak, bugün yaşayan hayvan filumlarının, kayıtlarda görüldükten çok daha önce belki de 1000 milyon yıl önce ortaya çıktığını buldular. Dolayısıyla, ya "patlamadan" önce çoğu hayvanın iskeletleri yoktu ya da çok küçüktü ve Kambriyan öncesi kalıntıları bugüne kadar ulaşamadı.

(A)



(B)



Şekil 5.8 İlk kez Kambriyan patlaması sırasında ortaya çıkan iki hayvan grubu. (A) Devoniyen brachiopod'u (*Mucrospirifer*, Brachiopoda Dalı). Brachiopod'ların istiridye benzeri kabukları olmasına rağmen, Mollusca dalının üyeleri olan gerçek çift kabuklulara (bivalves) çok yakın değillerdir. Bugün sadece bir kaç Brachiopod türü yaşamta kalabilmiştir. (B) Trilobit *Calymene blumenbachii* (Siluriyan). Trilobitler eklembacaklılar grubundandırlar ve Paleozoik dönemde çok çeşitlenmişlerdir. Permiyen sonunda soyları tükendi. (David McInytree'ın ait fotoğraf. B © The Natural History Museum, London)

(A) (B)



Şekil 5.9 Kambriyan Burgess Shale'e ait iki tuhaf canlının ressam tarafından yeniden oluşturulmuş halleri. (A) *Opabinia*, büyük olasılıkla bir eklembacaklı. (B) *Wiwaxia*, büyük olasılıkla halkalı solucanlara yakın. Birkaç taşıldan elde edilen bilgiler bir çizimle bir araya getirilebilir. Böylelikle yapılar bir taşıl resminden çok daha net olarak anlaşılabilir. Bu sebeple, bu bölümde taksonlar fotoğraftan çok çizimlerle gösterilmiştir (Marianne Collins'in çizimleriyle, Gould 1989).

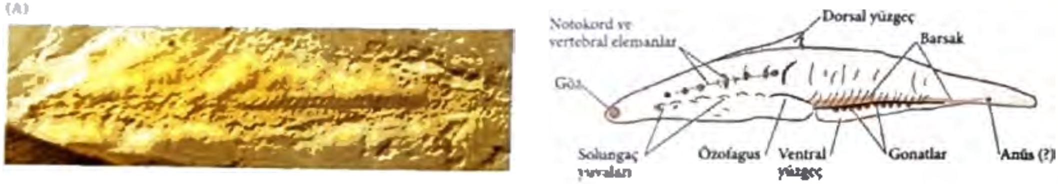
Daha önceden evrimleşmiş dalların hızlı farklılaşması "Kambriyan patlaması" ile oluşmuştur. Bu farklılaşmaya kabukların ve iskeletlerin evrimi de dahildir.

Genetik ve ekolojik nedenler bu çeşitliliği açıklamaya yardımcı olabilir (Knoll ve Carroll 1999; Knoll 2003). Değişik vücut yapılarının farklılaşmasını düzenleyici (regulatory) genler (örneğin Hox genleri; 20. Bölüme bkz.) bu dönemlerde temel evrimsel değişikliklere uğramış olabilirler. Buna ek olarak, arkaik Ediakaran hayvanlarının soyunun tükenmesi (oksijen seviyesinin düşmesinden kaynaklanmış olabilir), sağ kalanlar üzerindeki çekişme baskısını kaldırarak çeşitlenebilmelerini sağlamıştır; tıpkı dinozorların yok olmasıyla memelilerin çeşitlenmesi gibi (Bölüm 7'ye bkz.).

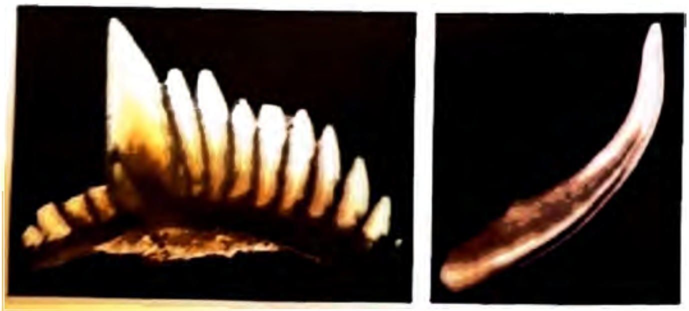
Moleküler filogenetik çalışmalar, hayvanların tek hücreli choanoflagellatlara yakın olduklarını göstermiştir. Choanoflagellatlar benzeri hücreleri de bulunan süngerler (filum Porifera) aynı zamanda da toplu halde Metazoa olarak bilinen diğer hayvan grubuyla kardeştirler (Şekil 5.11). Dairesel simetri gösteren knidaryalar (denizanaları, mercanlar) ve Ktenoforlar, Bilateryaya göre (genellikle ağız açıklıkları, duyu organları ve beynin bulunduğu bir kafaya sahip olan iki yönlü simetrik hayvanlar) alt dalları oluştururlar. Bilateryanın 3 ana dalı vardır: gastrulasyon sırasında oluşan blastoporun anüsü oluşturduğu Döterostomlar ve blastoporun ağzı oluşturduğu iki grup Protostom. En büyük Döterostom filumu derisidikenliler (denizyıldızı ve akrabaları) ve kordalılardır (omurgalılar, tunikatlar ve amfioksüs). Protostomlar iki büyük dal oluşturur; Ecdysozoa (eklembacaklılar, nematodlar ve bazı küçük filumlar) ve Lophotrochozoa (yumuşakçalar, halkalı solucanlar, brachiopodlar ve çeşitli diğer gruplar).

Kambriyan döneminin (500 milyon yıl önce) sonu kitlesel yok oluşlar ile belirlenmiştir. Doksandan fazla Kambriyan ailesi olan Trilobitlerin sayısı önemli oranda azalmış, derisidikenlilerin bir kaç sınıfının ise soyu tükenmiştir. Stephen Jay Gould'un (1989) vurguladığı gibi eğer ilk omurgalılar da yok olsalardı biz bugün var olamazdık. Tabi ki bu görüş, sonraki zamanlar için de geçerli olabilir; eğer atalarımızın soyu yok olan soylar arasında olsaydı, insanlar ve belki de bizim gibi olan hiçbir yaşam formu evrimleşemezdi.

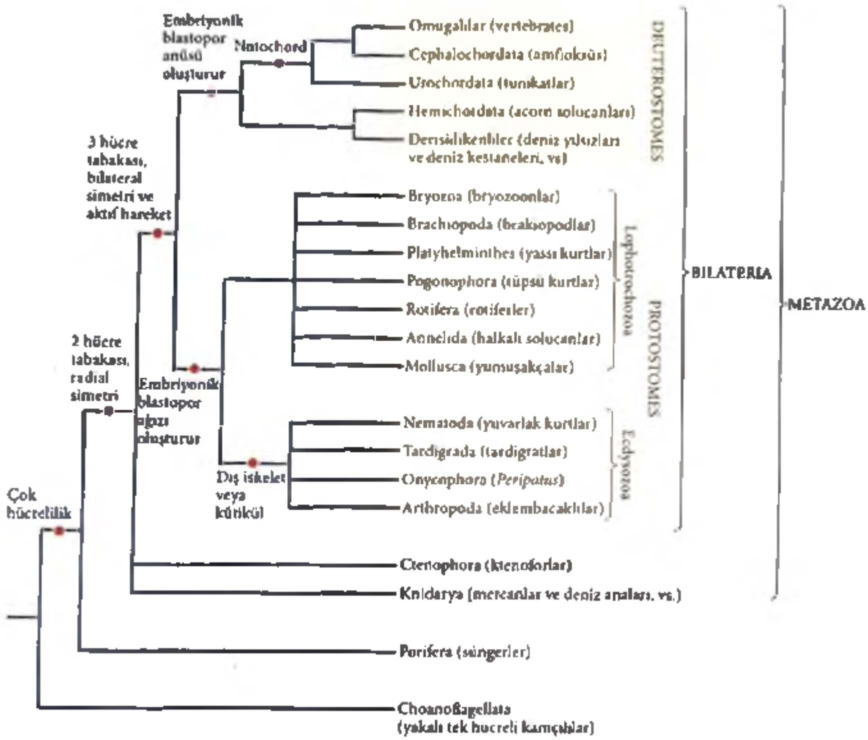
(A)



(B)



Şekil 5.10 Kambriyan dönemi erken omurgalıları. (A). Erken Kambriyana ait bilinen ilk omurgalılardan olan, *Haikouichthys*'ın resmi. Çizimde dikkat çeken öğeler, göz, notokord, omurgasal elementler, sırt yüzgeci, özafagus, solungaç kesesi, karın yüzgeci ve omurgalı özelliği olan postanal kuyruk bölgesinde anüs. (B). Kambriyan konodontların kemiksi dişsi yapıları. Konodontlar, ince uzun yüzgeçsiz kordatlardı. Çenesiz omurgalılarla bağlantılı oldukları düşünülüyor (D. G. Shu'nun izniyle, Shu vd. 2003; © James Davison, M. D. İzniyle)

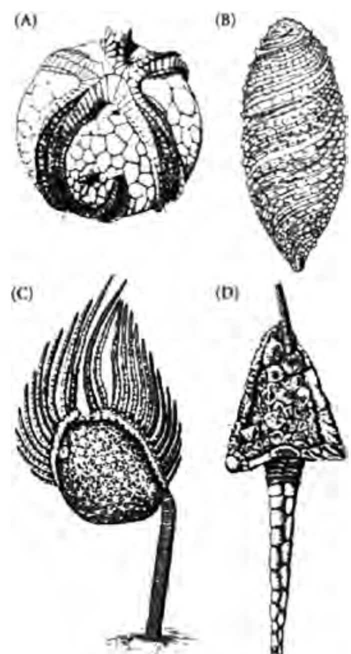


Şekil 5.11 Hayvan filumları arasındaki ilişkilerin tahmini durumu (ribozomal RNA genleri arasındaki farklara dayalı). Filumlar arasındaki bazı ilişkiler kesin olmadıklarından çözümlenmemiş politomiler olarak gösterilmiştir (tamamen ikili dallanmaya (döterostom soyu gibi) zıt olarak bir kökten birçok dal çıkmaktadır). (Adoutte vd. 2000.)

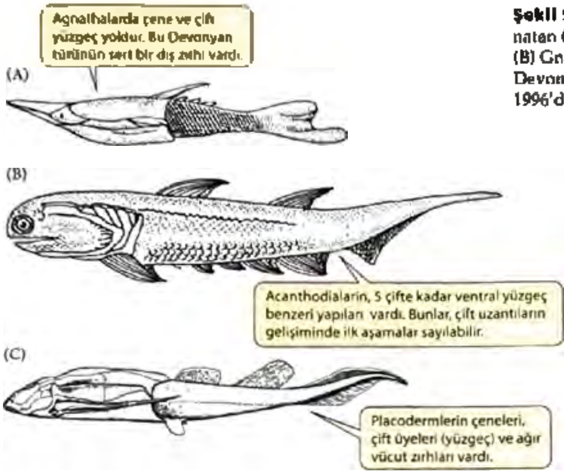
Paleozoik Yaşam: Ordovisyen'den Devoniyen'e

Deniz Yaşamı

Ordovisyen (488–444 Milyon yıl önce) döneminde pek çok hayvan filumu önemli ölçüde çeşitlenmiştir. Bu çeşitlenme 21 kadar sınıf derisidikenliyi de içine alan pek çok yeni sınıf ve takımı oluşturmuştur (Şekil 5.12). Bu sınıflar birbirlerinden ve bugün hala var olan 5 sınıf derisidikenliden (örneğin denizyıldızları ve denizkestaneleri) oldukça farklıydılar. Kambriyan döneminde hakim olan pek çok grup eski çeşitliliklerini tekrar yakalayamadıklarından, visyen faunası Kambriyana göre oldukça farklıdır. Ordovisyen hayvanlarının büyük bir kısmı EPIFAUNAL idi (deniz tabanında yaşayan), bazı çift kabuklular da (istiridye ve akrabaları) INFAUNAL kazıcı (burrowing) alışkanlıklar geliştirmiştir. Ordovisyenin belli başlı büyük yırtıcıları denizyıldızları ve nautiloidler di (kabuklu kafadanbacaklılar yani mürekkep balığına benzer yumuşakçalar). Süngerlerin, bryozoanların ve siyanobakterilerin de yardımıyla iki grup mercan tarafından mercan resifleri oluşturuldu. Oran olarak bütün zamanların en büyük ikinci kitlesel yok oluşu ile Ordovisyen dönemi sona erdi. Bu kitlesel yok oluşun nedeni sıcaklıktaki düşüşler ve deniz seviyesinin düşmesi olabilir çünkü o zamanlarda kıtaların kutup bölgelerinde buzullar vardı.



Şekil 5.12 Paleozoik bitmeden önce soyu tükenen ekhinoderm sınıfları arasında (A) Edrioasteroidea, (B) Helicoplacoidea, (C) Parakrinoidea ve (d) Homoiostelea (A, C, D Broadhead ve Waters 1988'den, B ise Moore 1996'dan)



Şekil 5.13 Soyu tükenen Paleozoik omurgalı sınıfları (A) Agnatan (çenesiz omurgalı) sınıf Heterostraki (Pteraspis, Devonyan). (B) Gnathostom (çeneli omurgalı), Akanthodii sınıfı (Klimatius, Devonyan). (C) Plakoderm (Bothriolepsis, Devonyan). (A, Romer 1996'dan, B Romer ve Parsons 1986'dan, C Carol 1988'den)

Ordovisyen döneminde ortaya çıkan, kitlesel yok oluştan kurtulan Agnathalar, daha sonraki çevresel koşullarda da gelişip çeşitlendiler. Agnathalar, Heterostraci gibi zırhlı balık benzeri omurgalılardır. Bunlar, çene ve yüzgeç çiftlerinden yoksundular (Şekil 5.13A). Siluriyan döneminde (439–408 milyar yıl önce) çenesiz agnathalara, bilinen ilk gnathostomlar (çeneli ve çift yüzgeçli deniz omurgalıları) katıldılar (Şekil 5.13B, C). Siluriyan dönemini, evrim tarihinde oldukça dramatik bir dönem olarak bilinen Devoniyeni (408–354 milyar yıl önce) izlerken, bu gruplar gelişmeye devam ettiler. Aynı dönem sırasında, nautiloidlerden ammonitler ortaya çıktı. Ammonitler, soyu tükenen hayvanlar arasında en çok çeşitliliğe sahip olan gruplardan biri olan kabuklu kafadanbacaklılara aittir (Şekil 5.14).



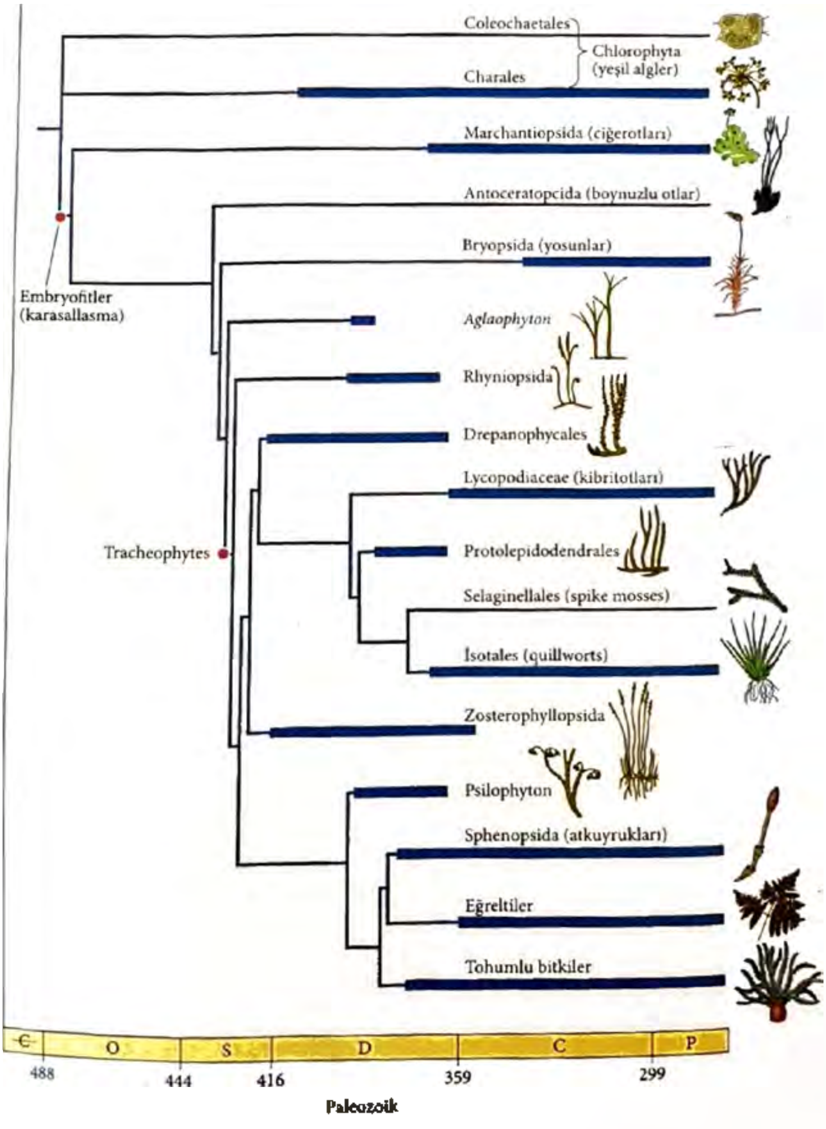
Şekil 5.14 Ammonit ve nautiloidler. Şekilleri kalamara benzeyen bu kafadanbacaklı yumuşakçaların kabukları vardı. (A–C) 3 değişik şekil ammonit kabuğu. (A) *Aulacostephanus* (geç Jura) oldukça değişik bir kıvrılma şekli gösteriyor. (C) *Maorites* (Geç Kretase); bu taşıl Antarktika'da bulunmuştur. (D) Orthokonik nautiloid, modern *Nautilus*'larla aynı gruba dahil oldukları düşünülüyor. (Fotoğraflar, The Natural History Museum, London).

Kemikli balıklara (Osteichthyes) ait iki alt sınıf da geç Devoniyen döneminde kayıtlara geçmiştir. Bunlar, ciğerli balıklarla rhipidistianları da içine alan lob yüzgeçli balıklar (Sarcopterygii) (Bölüm 4) ve daha sonra modern balıkların en büyük grubu olacak teleostlar, sivri uçlu yüzgeçli balıklardı (Actinopterygii).

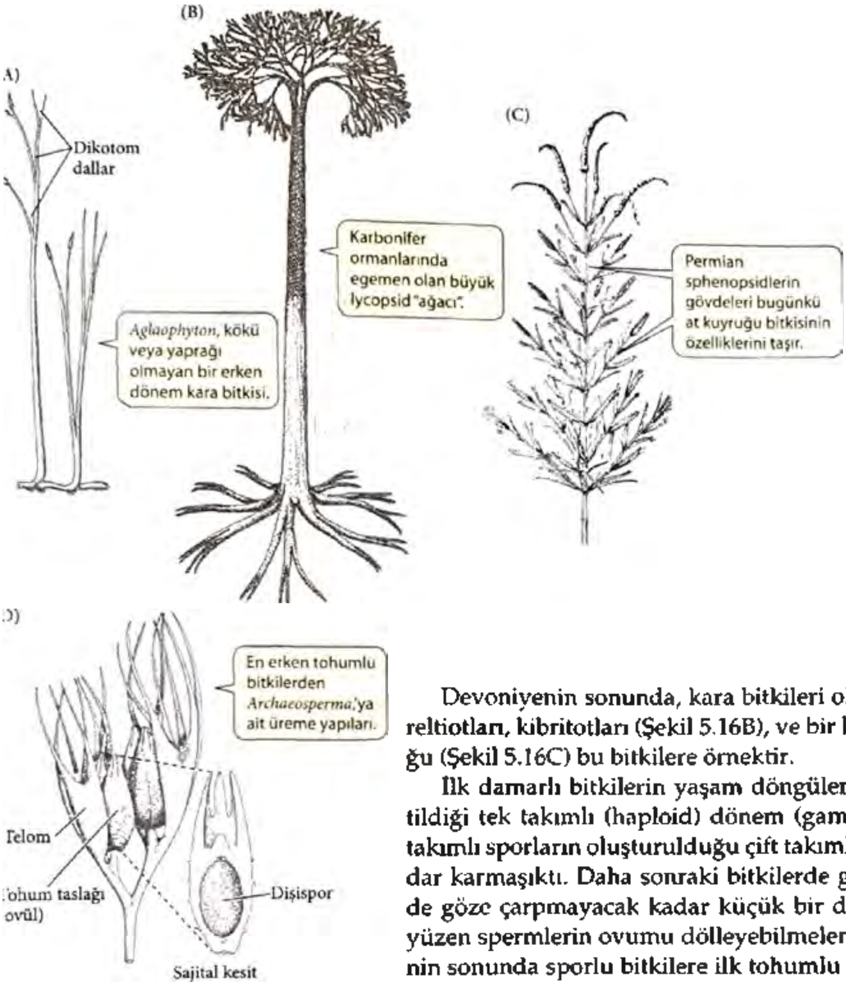
Kara yaşamı

Monofiletik bir grup olan kara bitkileri, kara yosunları, koyun otu ve tracheophytler (damarlı bitkiler), yeşil alglerden evrimleştiler (Chloropyta) (Şekil 15.15; Kenrick ve Krane 1997a,b). Karada yaşam, kurumayı önlemek için, suyu geçirmeyen dış yüzeylerin, sporların, yapısal desteğin, bitki içerisinde suyu taşımak için damarlı dokunun ve vücut içine alınmış üreme organlarının evrimleşmesini gerekli kıldı.

Bilinen ilk kara canlıları orta-Ordovisyen sporları ve spor yapıları olan (sporangia) çok *küçük bitkilerdi* ki bu bitkiler günümüz ciğerotlarına akrabaydılar (Wellman vd., 2003). Silüriyen döneminin ortalarında, boyları 10 cm.'den küçük olan damarlı bitkilerin yapraksız ikili dallanmış uçlarında sporangialar vardı. Bu bitkilerin gerçek kökleri yoktu (Şekil 5.16A).



Şekil 5.15 Kara bitkileri ve yeşil algler (Chlorophyta) arasındaki en yakın akrabaları arasındaki filogeni ve Paleozoik taşıl kayıtları. Kalın çubuklar, taşıl kayıtlarındaki grupların zamana göre bilinen dağılımlarını gösterir. Yeşil alglerin iki grubu Coleochaetales'in ve Charales'in, ciğerotunun, karayosunlarının, kibritotu, Selaginellales, Isoetales, at kuyruğu, eğreltiotunun ve tohumlu bitkilerin bugün yaşayan temsilcileri vardır (Kenrick ve Crane 1997a)



Şekil 5.16 Değişik boyutlarda gösterilen Paleozoik damarlı bitkiler. (A) Devoniyen döneminden Aglaophyton 10 cm.'den küçüktü. (B) Karbonifer kibritotu Lepidodendron. (C) Permiyen dönemi sfenopsid ağacının kökünden bir parça. (D) Devoniyen dönemi tohumlu bitkisi Archaeosperma'nın üreme organları. (A, Kidston ve Lang 1921; B, D Stewart 1983; C Boureau 1964)

Devoniyenin sonunda, kara bitkileri oldukça değişim gösterdiler. Eğreltiotları, kibritotları (Şekil 5.16B), ve bir kısmı büyük ağaç olan atkuyruğu (Şekil 5.16C) bu bitkilere örnektir.

İlk damarlı bitkilerin yaşam döngülerinde yumurta ve spermin üretildiği tek takımlı (haploid) dönem (gametofit), mayoz bölünme ile tek takımlı sporların oluşturulduğu çift takımlı (diploid) dönem (sporofit) kadar karmaşıktı. Daha sonraki bitkilerde gametofit, yaşam döngüsü içinde göze çarpmayacak kadar küçük bir dönem haline geldi. Bu bitkiler, yüzen spermlerin ovumu dölleyebilmeleri için suya muhtaçtı. Devoniyenin sonunda sporlu bitkilere ilk tohumlu bitkiler katıldılar. (Şekil 5.15 ve 5.116D).

İlk kara eklembacaklıları erken Devoniyen dönemine aittir. Bunlar denizel öncüleri olan iki ana gruba ayrılırlar. Devoniyen keliseratları içinde örümcek, kene, akrep ve bazı diğer gruplar vardı. İlk mandibulatlar arasında erken Devoniyenden kalma tortuyla beslenen kırkayaklar (millipede), avlanan çıyan (centipede) ve ilkel kanatsız böceklerler vardı. Ichthyostegid *amfibiler* (*ilk kara omurgalıları ve ilk tetrapodlar*), geç Devoniyen döneminde lob yüzgeçli balıklardan evrimleştiler (Bkz. Bölüm 4).

Paleozoik Yaşam: Karbonifer ve Permiyen

Kara yaşamı

Karbonifer sırasında (354-290 milyon yıl önce) kara kütleleri Güney yarıkürede Gondwana süperkıtasında ve Kuzey yarımkürede de bir kaç ufak kıtada biriktiler. Yaygın tropikal iklimler, ağırlığını at kuyrukları, kibritotları ve eğreltilerin oluşturduğu oldukça büyük bataklıkların oluşumuna yardım ettiler. Bu bataklıklar, bugün maden olarak işletilen kömür yatakları olarak korunmuştur. *Tohumlu bitkiler* geç Paleozoik dönemde çeşitlenmeye başladı. Bunların bazıları rüzgarla dağılan polenlere sahipti, böylelikle döllenme için suya olan gereksinim ortadan kalkmış oldu. Tohumun evrimleşmesi, embriyonun kurumaya karşı korunma mekanizmaları geliştirmesini ve genç bitkinin zor şartlar altında büyümesine yardım etmesi için besinleri depolamasını sağladı. Hatırlamak gerekir ki bu bitkilerin hiç birinin çiçekleri yoktu.

Karbonifer sırasında, *ilk kanatlı böceklerler evrimleştiler* ve kısa sürede içinde ilkel yusufçuk, orthopteroidler (hamamböceği, çekirge ve akrabaları), hemipteroidlerin

(yaprak pireleri ve akrabaları) de olduğu pek çok takımı oluşturdular. Permiyende tam metamorfoz (ayırt edilebilen larva ve pupa dönemleri) geçiren böcek grupları evrimleşti. Bunlar arasında kanatlı böcekler, ilkel sinekler (Diptera), birbirine çok yakın Trikoptera ve Lepidoptera'nın (güve ve kelebekler) ataları vardı. Permiyen döneminin sonunda bazı takımların soyu tükendi.

Karboniferde amfibiler oldukça çeşitliydi ama Permiyen'in sonunda pek çoğunun soyu tükenmişti. Bazı geç Karbonifer ve erken Permiyen soy hatları (anthracosaur) farklı şekillerde amfibi ya da sürüngen olarak sınıflandırılmıştır. Bunlar, bilinen ilk amniotların (captorhinomorphs) ortaya çıkmasını sağladı (Şekil 5.19). Bu ilkel amniotlar sinapsidleri oluşturdu. *Sinapsidler memelilerin atalarını kapsıyordu ve giderek memeli benzeri özellikleri edinmeye başladılar* (bkz. Bölüm 4). İlk amniotlar aynı zamanda da diapsidlerin oluşumunu sağladı. (Diapsidler, temel bir sürüngen grubudur ve bu soyun devamı Mezozoik döneminde baskındı).

Su yaşamı

Permiyen sırasında, kıtalar birbirlerine yaklaşarak, bu dönemin sonunda **Pangaea** adındaki *tek bir dünya kıtası* oluşturdular (Şekil 5.17a). Deniz seviyesi tarihteki en düşük değerine ulaştı, kara ve sulardaki bu değişiklikler iklimleri de değiştirdi. Bu büyük değişiklikler, canlılık tarihin en önemli olaylarından biri olan *Permiyen sonu kitlesel yok oluşuna* yardım etmiş olabilir (Erwin 1993). *Yerkürenin bugüne kadar bilinen bu en büyük kitlesel yok oluşunda*, 5 ve 8 milyon yıllık bir dönemde iskeletli deniz omurgasız ailelerin en azından %52'sinin ve bütün türlerinin de hemen hemen %96'sının yok olduğu düşünülmektedir. Amniotlar, saplı derisidikenliler, brakiyopodlar ve bryozoanlar gibi bazı grupların sayısı önemli ölçüde azaldı. Büyük taksonlardan trilobitler ve bazı büyük mercan gruplarının soyları tükendi. Bazı böcek takımlarının, amfibi ailelerinin ve memeli benzeri sürüngenlerin dışında kalan diğer karada oluşan yok oluşlar ilginç bir şekilde daha az belirgindir.

Mezozoik Yaşam

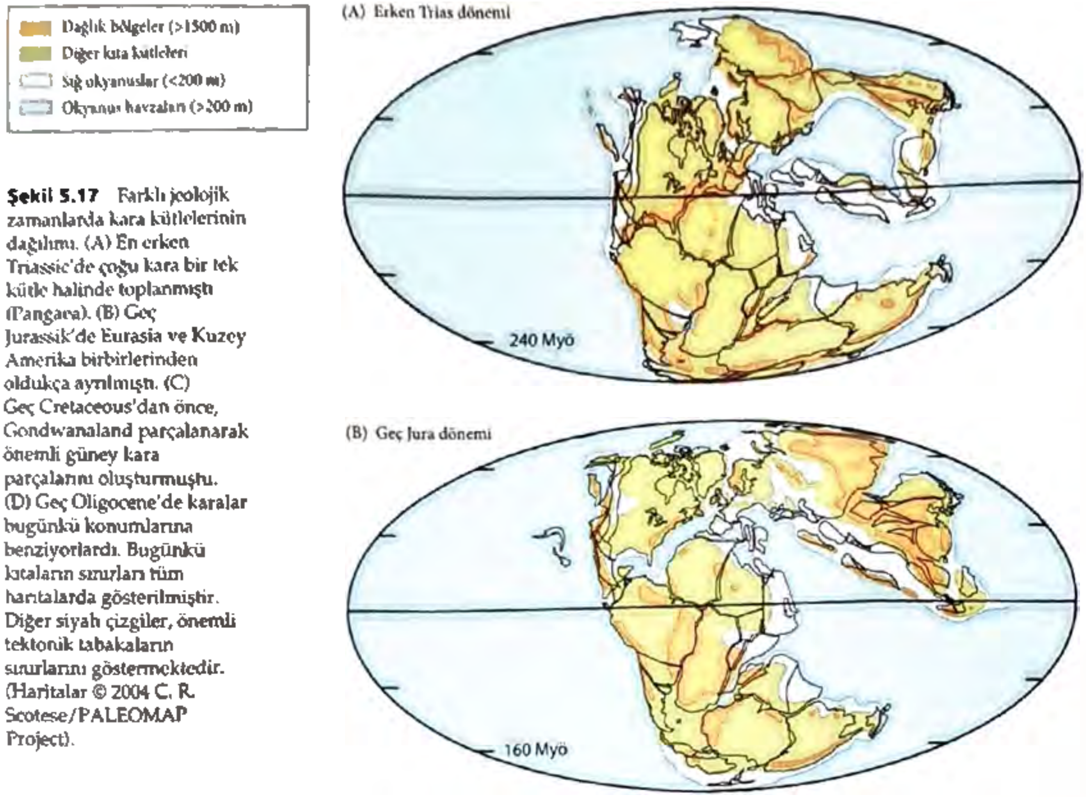
Aynı zamanda sürüngenlerin çağı olarak da bilinen Mezozoik çağ, Trias (251–200 milyon yıl önce), Jura (200–145 milyon yıl önce) ve Kretase (145-65,5 milyon yıl önce) dönemlerine ayrılmıştır. Bu çağın sonunda yerkürenin flora ve faunası, oldukça modern bir oyuncu kadrosuna sahip olmuştu ama tabi ki bu bütün zamanların en sıra dışı canlılarının evrimleşmesinden sonra olabilmişti. Pangaea kırılmaya başlamıştı, Asya ve Afrika arasındaki Tetis deniz yolu oluşmaya başladı ve sonunda *kuzey kara kütleleri (Laurasia), güney kıtadan (Gondwanaland)* tamamen ayrıldı (Şekil 5.17B). Jura sırasında Laurasia bölünmeye başlamıştı ancak Kuzey Amerika'nın kuzeydoğusu, Gronland ve batı Avrupa Kretase dönemine kadar birleşik kaldılar. Güney Kıta, **Gondwanaland**, Afrika, Güney Amerika, Hindistan, Avustralya, Yeni Zelanda ve Antarktika'dan oluşuyordu. *Geç Jura ve Kretase dönemlerinde bu kara kütleleri ayrışmaya başladı*, o zaman bile Güney Atlantik, Afrika ve Güney Amerika arasında sadece dar bir deniz yolu oluşturmuştu (Şekil 5.17C).

Mezozoik boyunca deniz seviyesi yükseldi ve pek çok kıta bölgeleri sığ (kıtalar arası değil, kıta üstü, epicontinental) denizlerle kapandı. Kutup bölgeleri soğuk olmasına rağmen, yerkürenin büyük bir kısmı ılık iklimlerden faydalanıyordu. Kretase'un ortalarında küresel sıcaklık rekor yüksekliğe ulaştı ama daha sonra büyük bir soğuma dönemi oldu.

Deniz yaşamı

Permiyen sonu yok oluş sırasında sayıları önemli ölçüde azalan deniz canlılarının bir kısmı Trias sırasında yeniden çeşitlenerek (örneğin Ammonitler), Trias ortalarına kadar sayılarını iki cinsten yüzden fazlaya çıkarmışlardır (bkz. Şekil 5.14).

Plankton foraminiferleri (kabuklu protistler) ve modern mercanlar geliştiler, kemikli balıklar da yayılmaya devam ettiler. *Trias sonunda yine bir kitlesel yok oluş* oldu ve Ammonitler ve çift kabuklular gibi grupların sayıları önemli ölçüde azaldı.



Şekil 5.17 Farklı jeolojik zamanlarda kara kütlelerinin dağılımı. (A) En erken Triassic'de çoğu kara bir tek kütle halinde toplanmıştı (Pangaea). (B) Geç Jurassik'de Eurasia ve Kuzey Amerika birbirlerinden oldukça ayrılmıştı. (C) Geç Cretaceous'dan önce, Gondwanaland parçalanarak önemli güney kara parçalarını oluşturmuştu. (D) Geç Oligocene'de karalar bugünkü konumlarına benziyorlardı. Bugünkü kıtaların sınırları tüm haritalarda gösterilmiştir. Diğer siyah çizgiler, önemli tektonik tabakaların sınırlarını göstermektedir. (Haritalar © 2004 C. R. Scotese/PALEOMAP Project).

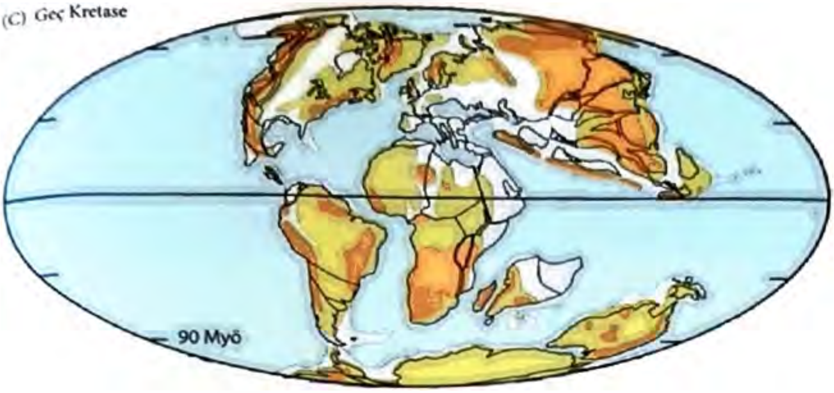
Bu gruplar Jura döneminde bir uyarlanımsal yayılım daha geçirerek, "*Mezozoik deniz devrimi*"nin başlangıcını belirlediler. Bu döneme "devrim" denmesinin nedeni, yengeçlerin ve kemikli balıkların yumuşakçaların kabuklarını ezebilme ve yumuşakçaların da bundan korunmak için daha kalın kabuklar ve dikenler geliştirme yetisi kazandıkları dönem olduğu içindir (bugünkü yumuşakçalar gibi) (Vermeij 1987). Ayrıca, bugünkü en yaygın kemikli balık grubu, Teleostlar, ortaya çıkıp ve çeşitlenmeye başladılar.

Jura ve Kretase sırasında modern karındanbacaklılar (salyangoz ve akrabaları), çift kabuklular ve bryozoanlar egemen oldular. Bu dönemlerde devasa yapışık çift kabuklular (rudistler) kütleler oluşturdular ve denizlerde bir kaç değişik deniz sürüngeni vardı. Kretase'nin sonu tartışmasız en iyi bilinen kitlesel yok oluşla (Kretase ve Tersiyer kelimelerinin kısaltması olan K/T yok oluşu olarak adlandırılır) gelmiştir. Ammonitler, rudistler, deniz sürüngenleri, pek çok omurgasız aileler ve plankton protistleri tamamen yok oldular. Kuşsu olmayan dinozorların sonuncusu da bu dönemde yok oldu. Pek çok paleontolog bu yok oluşun bir astroid ya da dünya dışı bir kütlenin etkisi yüzünden ortaya çıktığına inanmaktadır (bkz. Bölüm 7).

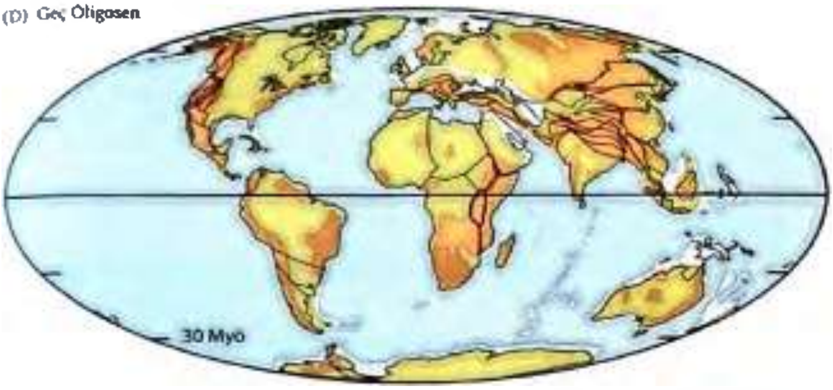
(A)



(C) Geç Kretase



(D) Geç Oligosen



Kara bitkileri ve eklembacaklılar

Mezozoik boyunca, açık tohumlular (gymnosperm) floraya egemendi. Açık tohumlulara dahil en büyük gruplar sikadlar (Şekil 5.18A), kozalaklı ağaçlar ve akrabalarıydı. (Örneğin Trias dönemi cinsinin bugün yaşamda kalan tek türü, yaşayan taşıl olarak da bilinen *Gingko*) (Şekil 5.18B).

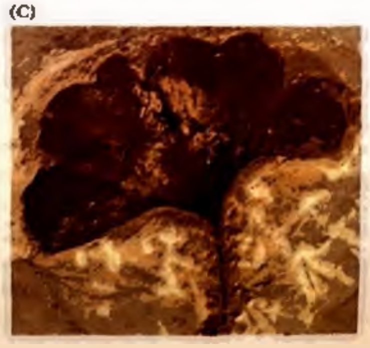
Kapalı tohumlular (angiosperm), (Şekil 5.18C) *Kretase'nin başlarında ilk kez ortaya çıktılar*. Kapalı tohumluların pek çok anatomik özellikleri (çiçek benzeri yapılar da dahil), çeşitli Jura açık tohumlularından evrimleşmiştir. Bu bitkilerin bir kısmı bö-

Şekil 5.18 Tohumlu bitkiler. (A) Eskiden çok çeşitli olan bir gruba dahil olan, yaşayan bir Cyead. (B) Yaşayan *gingko* bitkisi yaprağı, yanında (C) Paleocene'e ait bir *gingko* yaprak taşılı. (D) *Protomimosoidea*, mimoza ve akasyanın dahil olduğu legüm ailesinin Paleocene/ taşıl üyesi. (A © John Cancalosi/Peter Arnold, Inc./Alamy Images; B David McIntrye'a ait fotograf; C © The Natural History Museum, London; D W. L. Crepet'in izniyle).

(B)

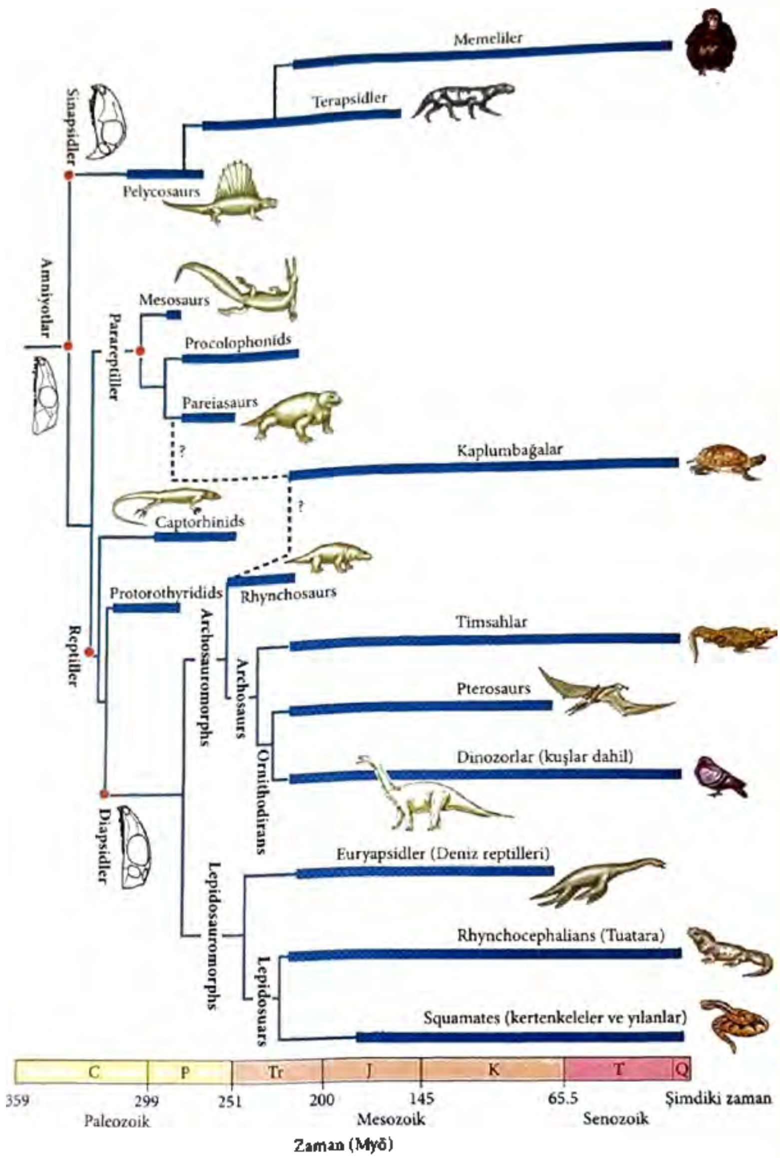


(C)



(D)





Şekil 5.19 Amniote omurgalılarının önemli gruplarının (kalın çizgiler) filogenetik ilişkileri ve dağılımları. Bir görüşe göre "sürüngenler" amniotelerin önemli iki soyundan biridir. Diğer soy, memelileri de içine alan synapsidlerdir (Lee vd. 2004).

cekler tarafından tozlaşma yoluyla dölleniyordu. Kretase döneminde, 130 milyon önce, kapalı tohumlular hızlı bir şekilde çeşitlenerek, açık tohumlular üzerinde ekolojik bir baskınlık sağladılar. Anatomik açıdan en gelişmiş böcek grupları da Mezozoik dönemde görülmeye başladı. Kretase'un sonunda, bugün yaşayan pek çok böcek ailesi (Örneğin karıncalar ve sosyal arılar) ortaya çıktı. Kretase boyunca ve sonrasında, böcekler ve kapalı tohumlular birbirlerinin evrimini etkilediler ve belki de birbirlerinin çeşitliliklerine yardımcı oldular.

Farklı tozlaştıran böcekler geliştikçe, çiçeklerin de bu böceklere uyarlanmak için değişimleri, bugünkü bitkilerdeki geniş floral çeşitliliğe yol açtı. Bugünkü karasal çeşitliliğin her zamankinden çok olmasının en büyük nedeni böcek ve kapalı tohumluların sayılarındaki bu olağanüstü artıştır.



Şekil 5.20 Bir Ichthyosaur. Soyu tükenmiş bu deniz sürüngeninin sırt ve kuyruk yüzgeçleri yüzeysel olarak köpek balıklarına ve porpoiselere (domuzbalığı, yunusa benzer). (Porpoiselerin kuyruk yüzgeçleri yataydır) (The Field Museum, nehative #GE084968c, Chicago).

Omurgalılar

Büyük amniyot gruplarını ayıran özellik, kafataslarının temporal bölgesindeki açıklıklardı (en azından her soy hattının ana üyelerinde; Şekil 5.19). Bu gruplardan biri memeli sürüngenlerden, Geç Trias'dan Kretase sonuna kadar yaşayan canlı yavru doğurabilen, yunus benzeri ichthyosaurlardı (Şekil 5.20). İki temporal açıklı diapsidler, sürüngenlerin en çok çeşitlilik içeren grubu oldu. Büyük bir diapsid soyu olan lepidosauromorplar (kertenkeleleri de içerir), geç Jura'da modern alt takımlara, geç Kretase'de ise modern ailelere çeşitlendi. Kertenkele gruplarından biri yılanlara evrimleşti. Bu grup muhtemelen Jura döneminde ortaya çıkmıştır ancak seyrek taşıl kayıtları ancak geç Kretase da başlar.

Archosauromorp diapsidler, Mezozoik sürüngenler arasında en olağanüstü ve çeşitli olanlarıydı. Geç Permiyen'in ve Trias archosaurlarının çoğu boyları yaklaşık bir metre olan yırtıcılardı (Şekil 5.21). Bu genel vücut planından, pek çok sayıda özelleşmiş formlar evrimleşti. En çok değişime uğramış Archosaurslar Pterosaurslardır (uçma yeteneği geliştiren üç omurgalı gruptan biri). Kanat yapısında, oldukça fazla uzamış dördüncü parmağın kenarından vücuda doğru uzanan bir zar vardı (Şekil 5.22). Pterosaur, bilinen en büyük omurgalıydı, diğerleri ise serçe kadar küçüktü. *Dinozorlar*, Şekil 5.21'de gösterilmiş olan *archosaur benzerlerinden evrimleştiler*. Dinozorlar sadece herhangi bir soyu tükenmiş büyük ve eski sürüngen değildiler. Birbirlerinden pelvik yapıları sayesinde ayrılmış Saurischia ve Ornithischia takımlarına aittirler. İki takımda da, iki ayaklı atalardan türemiş iki ve dört ayaklı formlar vardı. İki takım da Trias'da ortaya çıkmış ama Jura'ya kadar çeşitlenememiştir.

Dinozorlar çok çeşitlenerek, otuzdokuzdan fazla aile oluşturmuştu (Şekil 5.23). Saurischa içerisinde etoburlar, iki ayaklı theropodlar ve otoburlar, dört ayaklı sauropodlar vardı. Theropodlar içinde dikkate değer olanlar arasında, büyük ve sivri pençelerini avlarının iç organlarını çıkarmakta kullanan Deinonychuslar, 7000 kilogram ağırlığında ve 15 metre boyundaki meşhur *Tyrannosaurus rex* (geç Kretase) ve daha sonra kuşlardan evrimleşen küçük theropodlar vardı. Sauropodlar (küçük kafalı ve uzun boyunlu otoburlar) yerkürede yaşamış en büyük hayvanlardı. Örneğin Apatosaurus (= *Brontosaurus*), Brachiosaurus 80,000 kilogramdan fazlaydı ve Diplodocus 30 metre uzunluğundaydı. Ornithischialar (özelleşmiş pek çok sayıda dişleri vardı) arasında ısı düzenlenmesine yarayan dorsal tabakaları olan Stegosaurlar, Triceratoplar arasında da Ceratopsianlar (boynuzlu dinozorlar) en çok bilinenlerdendir.

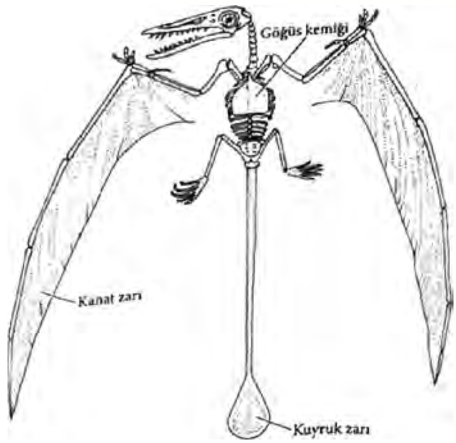
Kretase'nin sonunda Ceratopsianların yok oluşundan sonra sadece bir soy devam edebilmiş, geç Kretase sonunda ve erken Tersiyer sırasında geniş şekilde yayılmıştır. Bugün de 10,000'den fazla yaşamta kalabilmiş türü vardır. Daha yaygın olarak kuş diye bilenen bu dinozorların yanı sıra, yaşayan tek archosaurlar, 22 türü olan timsahlardır.

Geç Paleozoik *sinapsidleri* [tek bir temporal (şakak) açıklığı olan], Jura ortasına kadar büyüyüp geli-

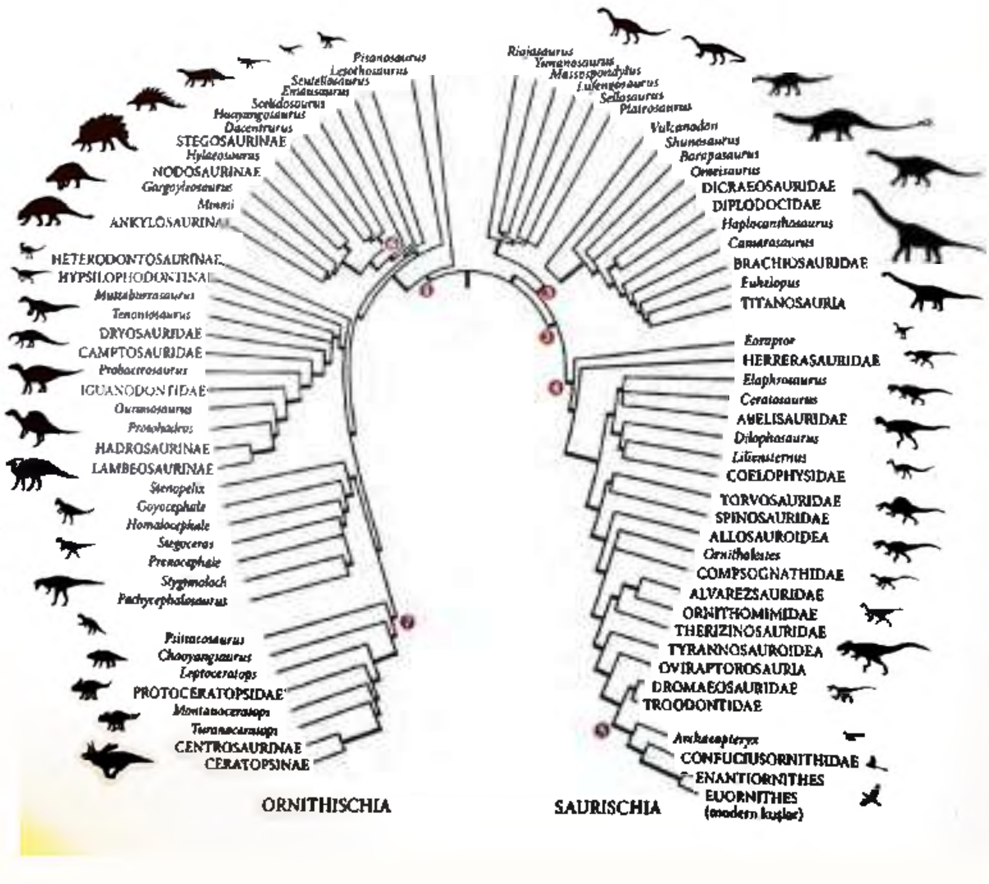
Şekil 5.21 *Lagosuchus*. Triassic thecodont archosaur. Dinazorların türediği kök gruba ait genel vücut yapısını gösterir çizim. (Bonaparte 1978).



Şekil 5.22 Jurassik dönemine ait bir yırtıcı, *Rhamphorhynchus*. Bu cinse ait, oldukça uzamış dördüncü parmak tarafından desteklenen kanat zarı, geniş göğüs kemiğine (sternum) bağlanan uçuş kasları ve terminal kuyruk membranı gösterilmektedir (muhtemelen yönlendirme amaçlı) (Williston 1925).



Şekil 5.23 Dinazorların geniş çeşitliliği. Öne sürülen bu filojeninin kökü, merkezi olup üste yakındır. İki büyük klad, Ornithischia (1; sol) ve Saurischia (2; sağ) sayfaya sığması için bükülmüştür. Saurischia içinde Sauropoda (3) ve Therapoda (4) (Aves, kuşlar bu gruptan tek hayatta kalan canlılardır (5)) gösterilmektedir. Ornithischia içinde de stegosaurs (6) ve ceratopsians (7) gösterilmektedir. Tüm Ornithischian soyları yok olmuştur. (Sereno 1999, *Science* 284:2139. Copyright © AAAS)



şen therapsidleri (memeli benzeri sürüngenler) ortaya çıkardı. Geç Trias ve erken Jura'da yaşamış olan, Therapsid soyundan gelen ve sınırda kalan memeliler olarak kabul edilebilecek canlılar Morganucodontlardı (bkz. Şekil 4.10F). Geç Mezozoik'e ait memeliler, kalıntılarda bulunan diş ve çene parçalarından bilinse de bir kaç ufak memeli soyunun da türediği aşikardır. Bu memelilerin pek çoğunun soyu devam etmese de, Therian memelileri (bugün yaşayan memelilerin çoğunun türediği ana grup) erken Kretase dönemine aittir. Bu gruba ait bir form, keseli memelilere (marsupial) oldukça benziyordu. Ama *bugün yaşayan memelilerin iki temel altsınıfı keseliler ve plasentalıların (eutherianlar) taşıl kaydı ancak geç Kretase döneminde bulunmuştur.* Bu döneme ait memelilerin çoğunun ilkel bir memeli "temel planı" vardı. Bu planın genel hatları yaşayan opossum (keseli sıçan) türlerine benzeyen formlardır.

Senozoik Çağ

Senozoik dönemi (period) 6 çağa (epoch) ayrılır (Paleosenden Pleistosene kadar). Biz aslında şu anda Pleistosen içindeyiz ama son 10,000 yıl genellikle 7. çağ olarak da bilinir (Holosen). Geleneksel olarak ilk beş çağ (65,5 den 1,8 milyon yıl öncesine kadar) Tersiyer (Üçüncü) olarak, Pleistosen (1,8 den günümüze) ise Kuaterner (Dördüncü) çağ olarak bilinir. Bazı palentologlar ise bu çağı, Paleojen (65,5–23 milyon yıl önce) ve Neojen (23 milyon yıl öncesinden günümüze) çağlarına bölerler.

Senozoik dönemin başında, Kuzey Amerika batıya doğru hareket ederek doğuda Avrupa'dan ayrılmış, bu dönem boyunca *deniz seviyesinin üstünde kalan,* Alaska ve Sibirya arasındaki geniş Bering Kara Köprüsünü oluşturmuştur (bkz. Şekil 5.17D). *Gondwana ise bölünerek,* Güney Amerika, Afrika, Hindistan ve güneyde Antarktika ve Avustralya (Eosende ayrıldı) ada kıtalarını oluşturdu. Yaklaşık 18 ve 14 milyon yıl önce, Miyosen sırasında Afrika, güney batı Asya ile yaklaştı ve Hindistan Asya ile çarpıştı (Himalayalar oluştu). Avustralya kuzeye doğru hareket ederek güneydoğu Asya'ya yaklaştı. Pliosen sırasında (yaklaşık 3,5 milyon yıl önce) Panama Kıstağı oluşarak, Kuzey ve Güney Amerika'yı ilk kez birbirine bağladı.

Kıtaların ve okyanusların yeniden şekillenmesi önemli iklim değişikliklerine neden oldu. Geç Eosen ve Oligosen sırasında, geniş kapsamlı soğuma ve kuruma, büyük savanların (otsu bitkilerle kaplı çayırlar), Antarktika'da ise buzulların oluşmasına neden oldu. Deniz seviyesi düzensiz olarak yükselip alçalmaya başladı. Oligosen sırasında deniz seviyesinde ciddi bir düşüş gerçekleşti (yaklaşık 25 milyon yıl önce). Pliosen sırasında ısı bir miktar yükselmeye başladı ama Pliosen sonuna doğru, ısı yine *düştü ve bir dizi buzullaşma başladı* ki bunlar Pleistosen boyunca devam etti.

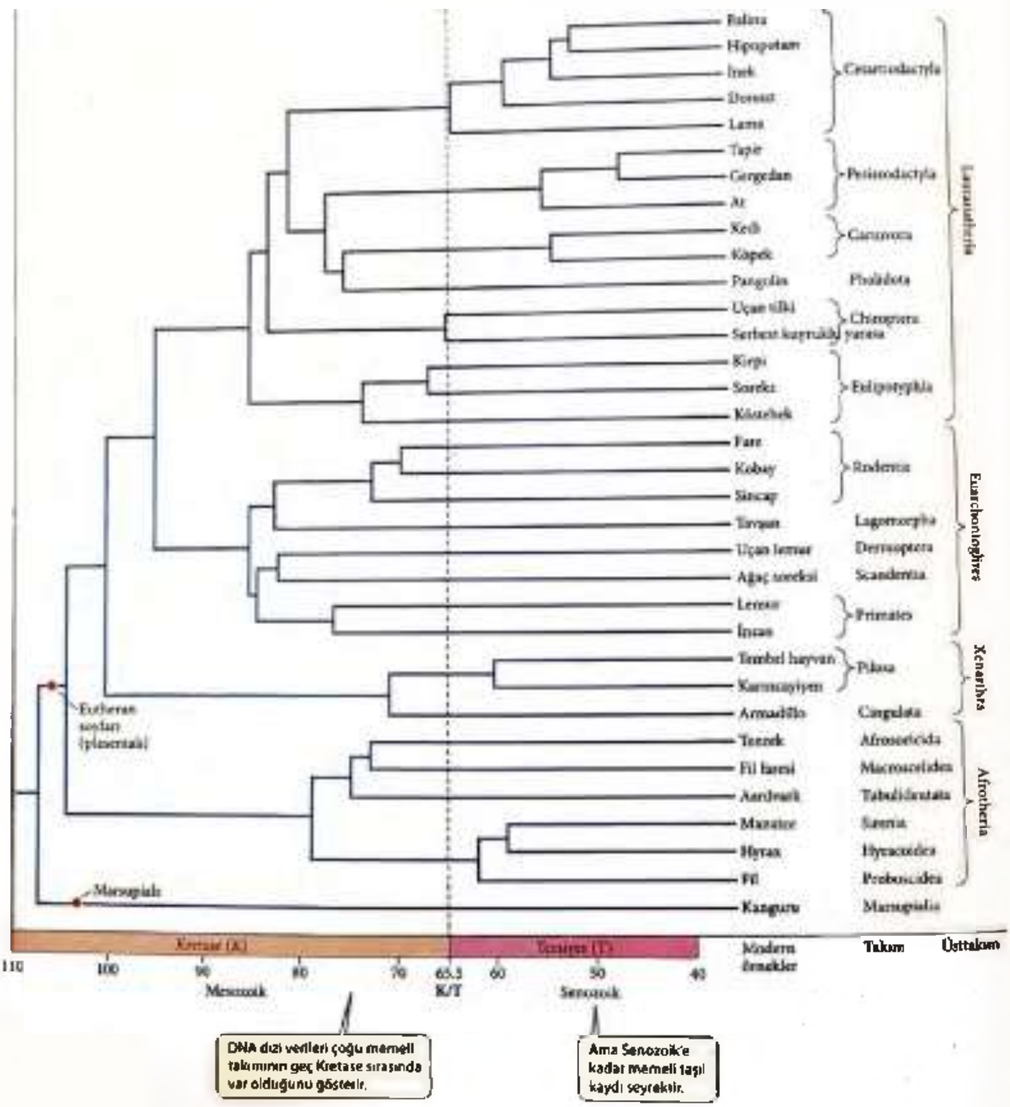
Sucul yaşam

K/T kitlesel yok oluşundan kurtulan deniz hayvanlarının çoğu erken Senozoikte çoğalmaya başladılar ve bazı yeni taksonlar oluşmaya başladı (örneğin, kum doları olarak bilinen çukur kazan denizkestaneleri). Senozoik deniz topluluklarının taksonomik yapıları günümüzdekilere oldukça yakındır. Senozoik boyunca çeşitlenmeye devam eden Teleost balıkları, bilinen en çeşitli sucul omurgalılar haline geldiler. Pleistosen sırasında buzullar o kadar çok su emdiler ki, deniz seviyesi bugünkü düzeyinin 100 metre altına düştü. Bu sırada da Kuzey Amerika'nın Atlantik kıyısındaki yumuşakça türlerinin %70'i yok oldu. Bu yok oluş en çok tropik bölgelerde yoğunlaştı.

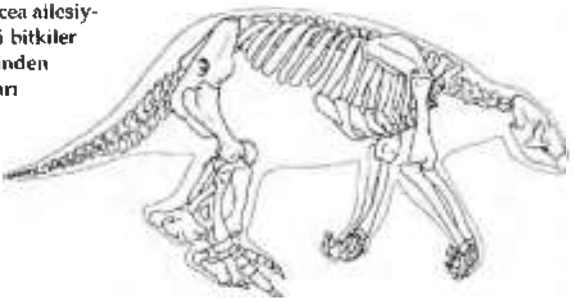
Karasal yaşam

Böcek ve modern kapalı tohumlu aileleri Eosen başlamadan ya da bitmeden önce çeşitlenmişlerdi. Geç Eosen ve Oligosen dönemi taşıl böcek kayıtları da, hala yaşayan cinslere aittir. Savanlarda Oligosen döneminde gelişen en yaygın bitkiler, uyumsal yayılım geçiren otlar (Poaceae-uyarlanma geçirerek yayıldılar) ve otsu bitkilerdi (odunsu atalarından evrimleştiler).

Şekil 5.24 DNA dizi analizine göre, yaşayan keseli ve plasentalı memelilerin filogenisi. Dallanma noktalarının zamanlaması dizi farklılıklarının paleontolojik verilerle ayarlanmasına dayanır. Verilere göre, pek çok takım birbirinden Kretase sırasından ayrılmıştır.



Bunlar arasında en önemlilerden biri, Asteracea ailesiydi. Bu ailede ayçiçekleri, papatyalar ve benzeri bitkiler vardı. Asteracea bugünkü iki büyük bitki ailesinden biridir. Yaşayan pek çok takım ve aile kayıtları Eosen (55,8–33,9 milyon yıl önce) ve Oligosen (33,9–23 milyon yıl önce) dönemlerine uzanır. En büyük kuş takımı olan tüneyen kuşların (Passeriformes) ilk büyük çeşitliliği Miyosen' de (23–5,3 milyon yıl önce) ortaya çıkmıştır. Diğer büyük bir uyumsal yayılma yılanlarda gerçekleşmiştir. Oligosen sırasında yılanların sayısı çeşitlenerek artmıştır. Yılanların bugün solucanlardan termitlere, kuş yumurtasından vahşi domuzlara kadar uzanan oldukça geniş bir av yelpazesi vardır. Yılanlar arasında denizde yaşayabilen, toprağı oyabilen, ağaçlarda yaşayabilen ve hatta havada süzülebilen formlar bilinmektedir.



Şekil 5.25 Dev tembel hayvan *Nothrotherium*, Xenarthra'nın Pleistocene temsilcisiydi. Xenarthra, plasentalı memeli filogeninin en erken dallarından biridir. (Stock 1925

Memelilerin uyumsal yayılımı

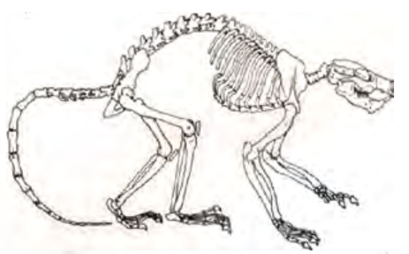
Neredeyse bütün memeli taşılları, K/T sonrasında (65,5 milyon yıl önce) ortaya çıkan modern takımlara atfedilebilir. Bununla birlikte DNA dizi farklılıkları (birden fazla taşılın DNA dizisindeki evrim hızını analiz eden yöntemlerle belirlenen), çoğu takımnın birbirinden Kretase'da ayrılmış olduğunu ve her bir takımnın içindeki soyların da 77 ila 50 milyon yıl önce birbirlerinden ayrılmış olduğunu göstermiştir (yaşayan ana Primat soyları için) (Şekil 5.24; Springer vd. 2003). Bu farklılaşmanın zamanını tahmin eden DNA ve taşıla dayalı analizler, memelilerin pek çok soyunun Kretase döneminde evrimleştiğini ancak boyutlarının küçük kaldığını, az sayıda olduklarını ve muhtemelen Senozoike kadar da kendilerine has ekolojik ve morfolojik özellikleri geliştirmediklerini göstermiştir. Genellikle ileri sürülen görüş, büyük dinozorların yok olmasıyla, çekişme ve avlanılma baskısından kurtulan memelilerin uyumsal yayılım geçirmiş olmalarıdır.

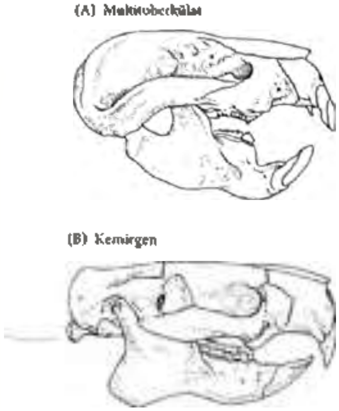
Keseli memelilerin tüm kıtalarda (Antarktika dahil) taşılları olduğu bilinir. Bugün, sadece Avustralya ve Güney Amerika ile sınırlıdırlar (tek istisna, Kuzey Amerika'daki opposum). Kanguru, vombat (Avustralya'da yaşayan ayıya benzer keseli bir hayvan) ve Avustralya'da yaşayan diğer keseli hayvanlar orta Tersiyer'de evrimleştiler. Keseliler, Güney Amerika'da oldukça büyük bir uyumsal yayılım geçirdiler. Bir kısmı, kanguru sıçanlara, bir kısmı da kılıç dişli kaplanlara benzediler. Pliyosen sonunda, Güney Amerika'daki çoğu keseli memelinin soyu tükendi.

Güney Amerika'nın diğer kıtalardan uzun süren ayrılması sırasında keseli memelilere ek olarak, diğer plasentalı memeliler de ortaya çıktı. Toprakta yaşayan büyük, yakalı tembel hayvanın da dahil olduğu bu eski grup plasentalı, Xenarthra (ya da Edentata) idi. Bu hayvanlar geç Pleistosen'e kadar hayatta kaldılar (Şekil 5.25). Bugün hala var olan bazı armadillolar, karıncayiyenler ve tembel hayvanlar da bu grubun üyeleridir. Koyun, gergedan, deve, fil, at ve kemirgenlere benzeyen toynaklı en az 6 hayvan takımı, Güney Amerika'da evrim geçirdi ama geç Pliosen'de Güney ve Kuzey Amerika'nın birleşmesi ile sayıları azalarak, yok oldular. Güney Amerika'daki pek çok memelinin yok olması, Kuzey Amerika'daki memeli grupların ekolojik etkisine bağlanır. Örneğin ayı, rakun, sansar, pekari, deve gibi hayvanlar karasal canlıların 'Büyük Amerikan Değişimi' sırasında Güney Amerika'ya gittiler.

Plasentalı ordolar arasında, ilk ortaya çıkan ve pek çok açıdan en ilkel olan Primatlar vardı. Bu takıma atfedilen en erken taşıllar, temel Eutherianlara o kadar çok benzer ki, primat olarak adlandırılıp adlandırılmamaları kesinlik kazanmamıştır (Şekil 5.26). İlk maymunlar, Oligosen dönemine ve ilk

Şekil 5.26 İlk primatlardan, Paleocene *Plesiadapis*. (Simons 1979).





Şekil 5.27 Benzeştirici memeli evrimi: (A) Paleosen multitüberculat (*Taeniolabis*) ve (B) Eosen'e ait kemirgen (*Paramys*). Kretase'den Oligosen'e uzanan multituberculatlar, plasentasız memelilerden olup sincap ve diğer kemirgenlere (büyük kesici ön dişler gibi benzer morfolojik özellikler) ekolojik olarak benzerdiler. Kemirgenlerle çekişme, soylarının tükenmesine yol açmış olabilir. (Romer 1996.)

kuyruksuz maymunlar (ape) (üst aile Hominoidea) ise Miyosen dönemine aittir (yaklaşık 22 milyon yıl önce). Hominin evriminin taşıl kayıtlarına ait tartışma (6 milyon yıl önceden başlayarak) 4. Bölümde bulunabilir.

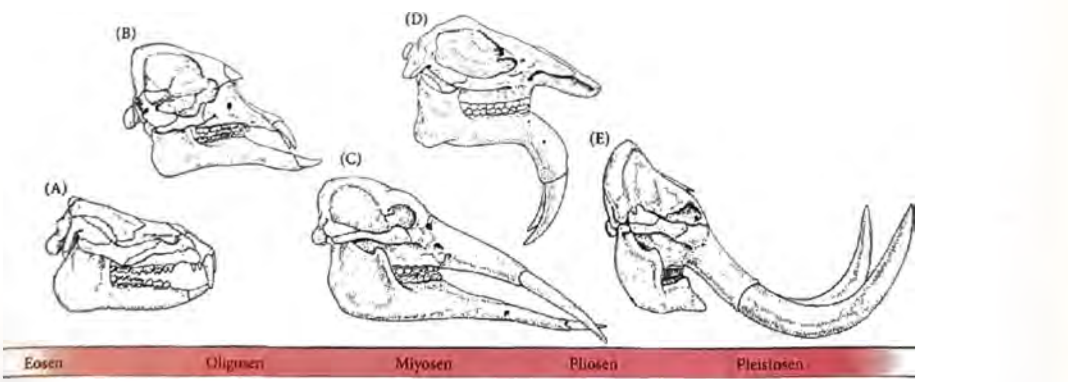
Primatlara yakın Kemirgenler (Rodentia) ilk kez geç Paleosen döneminde kayıtlara geçmiştir. Büyük olasılıkla doğrudan çekişme sonucu, Multituberculata'yla (geç Jura'da ana memeli grubundan türemiş, plasentasız ama ekolojik olarak benzer grup) yer değiştirmiş olabilirler (Şekil 5.27). Kemirgenlerin en çeşitli memeli grubu haline gelmesinin nedenlerinden biri, fare ve sıçanların (üst aile Muroidea) 10 milyon yıldır inanılmaz hızla çoğalmaları olabilir.

DNA kanıtları sayesinde takımların tek kökenli grubunda ("Afrotheria") küçük soreks benzeri memelilerden (shrewlike tenrec), sucul deniz ineği ve fillere kadar uzanan çok farklı canlılar bulunmuştur. Bu grup ilk Eosen döneminde kaydedilmiştir ama plasentalı takımlar arasındaki ilk ayrılmayı temsil eder (bkz. Şekil 5.24). Filler (Proboscidea) büyük bir çeşitlenme geçirerek, en azından 40 tane cins oluşturdular. Yünlü mamutlar, en son (10.000 yıl önce) buzlanmadan sonra hayatta kalmayı başardılar, bugün de iki cins (Afrikalı ve Hintli filler) hala yaşamaya devam etmektedir (Şekil 5.28).

Parafiletik bir ana grup (Condylarth), etoburların ve toynaklı hayvanların, tek toynaklı ve çift toynaklı takımlarındaki (ilk üyeleri sadece az farklarla birbirinden ayrılmıştı) hayvanların yayılımını sağladı. Perissodaktiller ya da tek-toynaklılar, Eosen'den Miyosen'e kadar çok çeşitliydiler. Daha sonra, sayıları giderek azalarak, günümüze dek kalabilen gergedan, at ve tapirlerlere kadar indi. Ayak bileği kemiği özelliğiyle ayırt edilen tavşan büyüklüğündeki Artiodaktiller (bazı yazarlar tarafından Cetartiodactyla olarak da isimlendirilir) ilk kez Eosen'de görülmüştür, bu hayvanlar daha sonra ortaya çıkan domuz, deve ve geviş getirenler gibi artiodaktillere çok az bir benzerlik gösteriyordu. Miyosen'de çayırlık alanların artışıyla özellikle Eski Dünya'da geviş getiren hayvanlarda sürekli bir çeşitlenme başladı. Bu artış gösteren aileler arasında geyik, zürafa ve akrabaları ve Bovidae ailesi (antilop, koyun, keçi ve büyükbaş hayvanlar) vardı. Son araştırmalara göre Eosen sırasında artiodaktila soylarından biri, sucul hale gelerek Cetacea'ları oluşturdu (yunus ve balinaları) (bkz. Şekil 4.11).

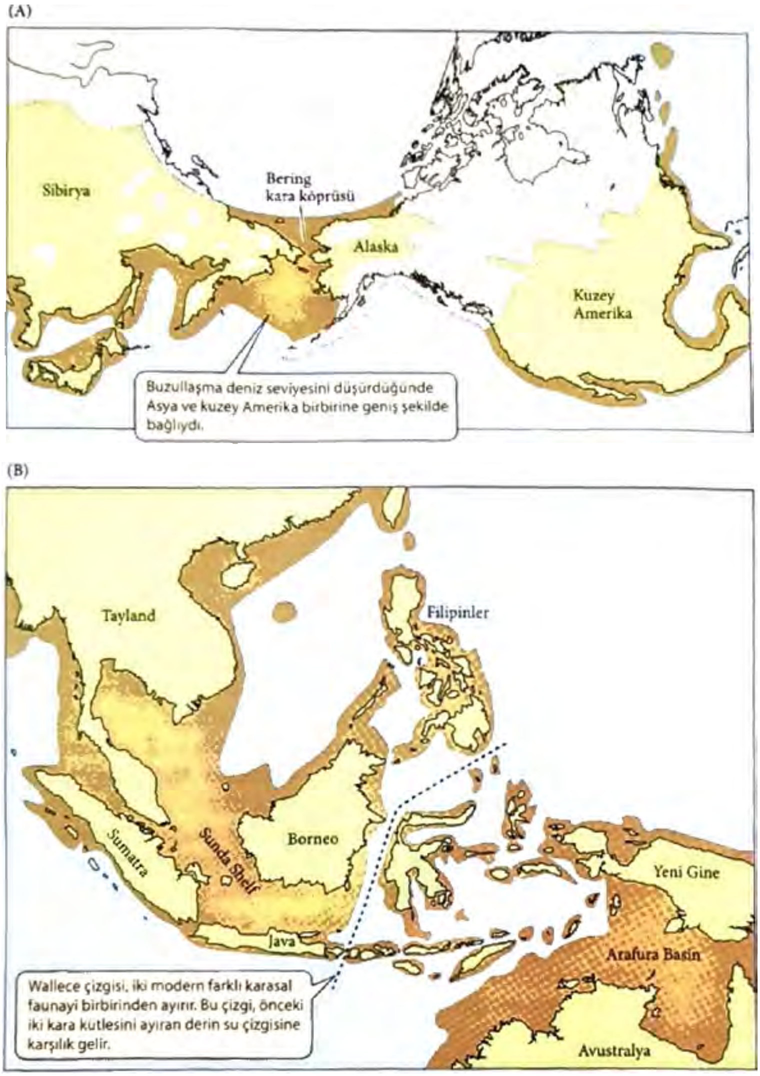
Pleistosen olayları

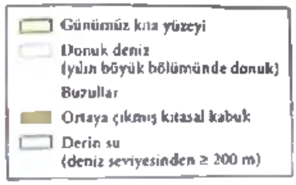
En son Senozoik periyodu olan *Pleistosen* sadece 1,8 milyon yıllık bir dönemi kapsar. Ancak, hem günümüze yakın olmasından hem de içerdiği dramatik olayla yüzünden, *bugünkü canlıları anlamamız açısından çok kritik bir öneme sahiptir.*



Şekil 5.28 Eskiden çok çeşitli olan Proboscidea'da (fillerin ait olduğu takım) sadece iki tane yaşayan cins vardır. Soyu tükenmiş olan formlardan birkaçı (A) bilinen yaygın proboscidean, *Moeritherium* (geç Eosen, erken Oligosen); (B) *Phiomia* (erken Oligosen); (C) Gomphotherium (Miyosen); (D) Deinotherium (Miyosen); ve (E) *Mammuthus*, yünlü mamut (Pleistosen) (Romer 1996).

(A)





Şekil 5.29 Pleistocene buzulları, deniz seviyelerini en azından 100 metre kadar düşürdü. Bugün okyanus sınırlarıyla ayrılan pek çok kara bölgesi o zaman bağlantılıydı. (A) Doğu Asya ve Kuzey Amerika Bering Kara Köprüsü ile birbirine bağlıydı. Kuzey Amerika'daki buzulun büyüklüğüne dikkat ediniz. (B) Endonezya ve diğer adalar, güneydoğu Asya ya da Avustralya'ya bağlıydı (Brown ve Lomolino 1998).

Pleistosen'in başlangıcında, kıtalar bugünkü konumlarına yerleşmişlerdi. Kuzey Amerika kuzeybatıdan doğu Asya'ya Bering Kara Köprüsü ile bağlanmıştı (günümüzde Alaska ve Sibirya'nın neredeyse birleştiği nokta) (Şekil 5.29A). Kuzey ve Güney Amerika, Panama Kıstağı ile birbirine bağlanmıştı. Yok olan türler dışında, Pleistosen türleri günümüzde onların devamı olarak yaşayan canlılara çok benzer ya da ayırt edilemez derecede yakındır.

Üç milyon yıl önce, küresel sıcaklıklar düşmeye başladı ve Pleistosen sırasında da 100,000 yıl boyunca şiddetli ısı dalgalanmaları yaşandı. Isı düşmeye başladığında, yüksek enlemlerde 2 kilometre kalınlığındaki kıtasal buzullar oluştu. Havaların ısındığı dönemlerde ise geri çekildiler.

En az dört büyük ve pek çok ufak *buzul ilerlemesi* oldu. En yakın zamanda olan buzul tabakası, (Kuzey Amerika'da Wisconsin ve Avrupa'da Riss-Würm olarak bilinir) maksimum büyüklüğüne 18,000 yıl önce ulaştı (Şekil 5.29A). Daha sonra, 15,000 ile 8000 yıl önce de tekrar eridi. Buzul dönemlerde *deniz seviyesi* bugünküne oranla 100 metre kadar *düştü*. Bu düşüş sayesinde kıtaların görünmeyen kısımları

ortaya çıktı, bu sayede kıtaların uçları bugünkü sınırlarını aşarak, *pek çok ada parçasını yakındaki kara kütlelerine bağladı* (örneğin Japonya, Asya'nın yarımadasıydı, Yeni Gine Avustralya'ya bağlıydı, Malay takım adaları ise Güneydoğu Asya'nın bir uzantısıydı; Şekil 5.29B). Ekvator bölgelerindeki ısı bugünkü kadar yüksekti yani enlemler arası ısı farkı bugüne göre çok daha fazlaydı. *Buzul dönemlerinde küresel iklim genellikle daha kuruydu.* Böylelikle *nemli ormanlar sadece ufak alanlarla kısıtlı kalırken,* çayır alanları büyüdü ve gelişti. Buzul dönemleri arasında ise iklim yumuşadı ve genellikle de bol yağışlı oldu.

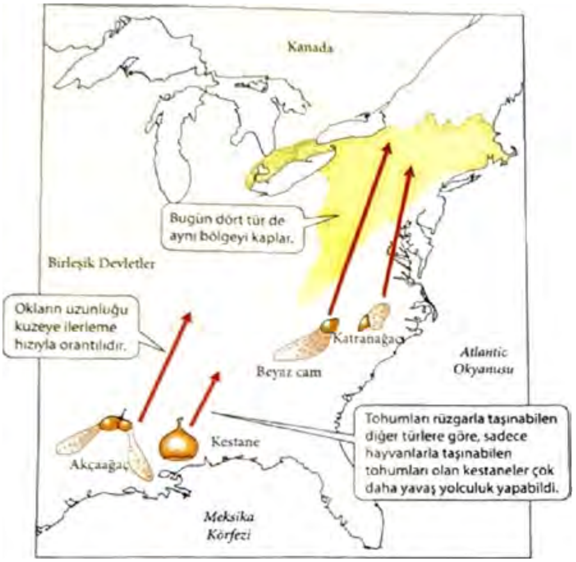
Bu olaylar, canlıların dağılımını çok büyük ölçüde etkiledi (Bölüm 6). Deniz seviyesi düştüğünde, pek çok karasal hayvan şimdi yalıtılmış olan kara parçaları arasında gidip gelmeye başladılar. Örneğin, mamutlar, bizon ve insanlar için, buzsuz Bering Kara Köprüsü, Asya'dan Kuzey Amerika'ya bir geçiş yolu olmuştu. Buzul dönemlerinde türlerin dağılımı düşük enlemlerde, ara buzul dönemlerinde ise yüksek enlemlerde yoğunlaşmıştı. Bu sayede tropikal türler bugünkü sınırlarından daha geniş alanlara yayıldılar. Buzul dönemlerinde, fil, su aygırı ve aslan taşılları ara buzul dönem kalıntıları arasında İngiltere'de bulunurken, ladin, misk sığırı gibi arktik canlılarda da Amerika Birleşik Devletlerinin güneyini mekan edinmişlerdi. Pek çok tür geniş alanlar boyunca yok oldular. Örneğin Pleistosen dönemimde İngiltere'de görülen böcek türleri şimdi Kuzey Afrika ve doğu Sibirya'nın ücra köşeleriyle sınırlıdır (Coope 1979). Düzenli bir şekilde geniş alanlara dağılan pek çok tür, buzul dönemlerinde uygun koşulların bulunduğu sığınaklarda yalıtılmış olarak kaldılar. *Böyle yalıtılmış toplumlar bazen genetik ve fenotipik olarak o kadar çok çeşitlendiler ki,* yeni türler haline geldiler. Toplumların dağılımındaki sık değişimler ve buna bağlı olarak toplumların birbirine karışması, çoğunun farklı tür haline gelmesini engellemiş olabilir (bkz. Bölüm 16). Bazı durumlarda, toplumlar kendi türlerinden yalıtılarak buzul sığınak bölgelerinde kaldılar (bkz. Şekil 6.8). Buna rağmen, yaklaşık son 8000 yıl önce, pek çok tür bulundukları bir ya da birden fazla sığınak bölgesinden çok geniş alanlara yayıldılar ve bugünkü dağılımlarını oluşturdular (Daha fazla buzul sonrası tarih için Pielou, 1991'e bkz.).

Bazı türlerin dağılımları kademeli olarak değişti. Bunun nedeni de dağılımın bir ucunda iklim ve yaşam alanı uygun hale gelirken, diğer uçta uygunsuz olmaya başladı. Değişik zamanlara ait polen taşılları incelendiğinde, bugün aynı birlikte olan bitki türlerinin karada birbirinden bağımsız olarak hareket ettiğini görülmüştür. Yani *ekolojik birlikleri oluşturan türler, kaleidoskopik olarak değişmiştir* (Şekil 5.30).

Pleistosen'de türlerin dağılımlarının yanı sıra göze çarpan olaylar "yok oluşlar"dı. *Pek çok sığ su, deniz omurgasız türü yok oldu,* özellikle de tropikal türler. Büyük olasılıkla bu tropikal türlerin çoğu en ufak bir ısı değişikliğine bile dayanacak kadar donanımlı değillerdi. Ama hiç bir ana takson yok olmadı. Karada durum farklıydı. Küçük memeli omurgalılar çok fazla etkilenmemekle beraber, *büyük memelilerin ve kuşların önemli bir bölümü yok oldu.* Bunlardan içinde, mamutlar, kılıç dişli kaplanlar, büyük bizonlar, büyük kunduzlar, büyük kurtlar, yerde yaşayan tembel hayvanlar ve tüm Güney Amerika endemik (bir bölgeye özgü, yerli) toynaklıları yok oldu. Bu canlılar iklim ve yaşam alanı değişikliklerine ayak uyduramamış olabilirler ama hem arkeolojik kanıtlar hem de matematiksel toplum modelleri bu "megafauna yok oluşunu" alet kullanabilen insana bağlamaktadır (Martin ve Kelin 1984; Alroy 2001; Roberts vd. 2001).

İnsan uygarlığının görünmesiyle yeni büyük yıkımlar başladığında en son oluşan buzullar çok da fazla geri çekilmediler. İnsanların tarımla uğraşmaya başlamasıyla (11,000 yıl önce) yeniden kara parçalarının şekillenmesi de başladı. Son bir kaç bin yıl içinde, aşırı otlatmadan dolayı çöller genişledi, ormanlar yangınlara ve kesimlere yenik düştüler, bitki örtüsünün değişmesiyle ya da yok olmasıyla mevsimler değişti.

Günümüzde, üstel hızla artan insan toplumunun ve modern teknolojisinin etkisiyle, tür çeşitliliği bakımından zengin olan tropik ormanlar neredeyse tamamen yok olma tehlikesi atında kalmıştır, ılıman bölge ormanları ve bozkırları dünyanın hemen her yerinde ortadan kalkmıştır, deniz birlikleri aşırı kirlenmeye ve korkunç



Şekil 5.30 En son buzul döneminden sonra Kuzey Amerika'ya ait dört ağaç türünün kuzeye yayılım hızları. Buzul döneminden sonra, akçaağaç ve kestane Körfez bölgesinden kuzeye, ak çam ve baldıran ise orta Atlantik kıyı kesiminden kuzeye yayıldılar (Pielou 1991).

sömürülmeye maruz kalmıştır ve taşıl yakıtların tüketimi yüzünden küresel ısınma tehlikesi iklimleri ve yaşam alanlarını çok hızlı bir şekilde değiştirme yönünde tehdit etmektedir. Bu değişiklik pek çok türün uyum sağlayamayacağı hızdadır (Wilson 1992; Kareiva vd. 1993).

Dünya yüzeyinin % 20'sini kapsayan örnek alanların analizi, bu bölgelerdeki tüm türlerin % 18 ila % 35'inin önümüzdeki 50 yıl içinde sadece iklim değişikliği yüzünden yok olacağına işaret etmektedir (Thomas vd. 2004).

Bu rakamlar kesin olmasa da, kesin olan tüm zamanların en büyük kitlesel yok oluşunun gerçekleşeceğidir, eğer şimdi harekete geçip önlem almazsak...

Özet

1. Yaşayan canlılardan elde edilen kanıtlar tüm yaşayan canlıların tek bir ortak atadan geldiklerini göstermektedir. Yaşamın başlangıcını anlamak konusunda ilerleme kaydedildiyse de hala bilinmeyen çok şey var.
2. Yaşama dair ilk kanıt bundan 3,5 milyar yıl öncesine aittir. Bu yerkürenin oluşumundan yaklaşık olarak 1 milyar yıl sonrasına denk gelir. Elimizdeki en erken yaşam formlarına ait kanıtlar prokaryotlara aittir.
3. Ökaryotlar en azından 1,5 milyar yıl önce evrimleştiler. Mitokondri ve kloroplastları ortak yaşayan bakterilerden evrimleştiler.
4. Yaklaşık 542 milyon yıl önce, Kambriyan dönemine ait taşıl kayıtları türlerin çeşitliliğinde bir patlama olduğunu gösteriyor. Bu kayıtlar aynı zamanda soyların temel yapılarının çok daha önceden çeşitlenmesinden de olabilir. Bu ani çeşitliliğin nedenleri hala tartışılmaktadır ama bu nedenlerin çoğu genetik ve ekolojik olayların birleşimidir.
5. Kara bitkileri ve eklembacaklılar, geç Siluriyan ve erken Devoniyen'de evrimleştiler. Amfibiler ise lob-yüzgeçli balıklardan, geç Devoniyen'da evrimleştiler.
6. Tarihin en büyük kitlesel yok oluşu, Permiyen'in sonunda oldu (yaklaşık olarak 251 milyon yıl önce). Yerkürenin biotasının taksonomik yapısını önemli ölçüde değiştirdi.
7. Tohumlu bitkiler ve amniotlar (sürüngenler), Mezozoik dönemde (251–65,5 milyon yıl önce) çeşitlenerek, ekolojik olarak baskın duruma geldiler. Çiçekli bitkiler ve bitkilerle ilintili böcekler Kretase ortasından itibaren önemli ölçüde çeşitlenmeye başladılar. Mezozoik çağın sonundaki kitlesel yok oluş (K/T yok oluşu) sırasında son kalan kuşsu olmayan dinozorlar da yok oldu.
8. Memeli takımlarının çoğu geç Kretase'de ortaya çıktılar fakat erken tersiyer dönemde (yaklaşık 65,5–50 milyon yıl önce) temel bir uyumsal yayılım geçirdiler. Kuşsu olmayan dinozorların yok olması, memeli takımlarının çeşitlenmesine olanak sağlamış olabilir.

9. Senozoik çağda iklimin kuraklaşmaya başlaması, bu da çayırların gelişmesine, ve otsu bitkilerle ve çayırlara uyumlu hayvanların evrimleşmesini tetikledi.
10. Buzul ve ara buzul dönemlerinin yaşandığı Pleistosen sırasında (1,8 milyon yıl önce), pek çok yok oluş yaşandı ve türlerin dağılımları değişti.
11. Geçen zaman içinde, yerkürenin canlı varlığı birleşimi giderek günümüzdeki şekline benzemeye başladı

Terimler ve Kavramlar

Bauplan (çoğul Baupläne)
endosimbiyont
Gondwana
Kambriyan patlaması
kitlesel yok oluş
Laurasia
Pangaea
Prekambriyan zaman
sığınak (refugia)

İleri Okuma Önerileri

S. M. Stanley, *Earth and life through time*, ikinci baskı (W. H. Freeman, Newyork, 1993) tarihsel jeoloji ve taşıl kayıtlarına kapsamlı bir giriştir. *Life of the past*'ın (Prentice Hall, Upper Saddle River, N. J., 1999) dördüncü baskısında W. I. Ausich ve N. G. Lane, bu bölümün içeriğine çok iyi resimli bir giriş sağlamışlardır. J. Maynard Smith ve E. Szathmary'nin yazdığı *The major transitions in evolution* (W. H. Freeman, San Francisco, 1995), yaşamın kökeninden dillerin ve insan topluluklarının kökenine dek ana olayların önde gelen evrimsel kuramcılar tarafından yorumlanmasıdır.

A. K. Behrensmayer vd., (editörler) *Terrestrial ecosystem through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* (University of Chicago Press, Chicago, 1992), karasal çevre koşullarında ve canlı birliklerinde geçmişte oluşan değişimlerin ayrıntılı bir özetini vermektedir.

Ana taksonomik grupların evrimi üzerindeki yararlı kitaplar, E. N. K. Clarkson, *Invertabrate paleontology and evolution* (Chapman ve Hall, London, 1993); R. L. Carroll, *Vertabrate paleontology and evolution*, (W. H. Freeman, New york, 1988); M. J. Benton (editör), *Phylogeny and clasification of arthropods* (Clarendon, Oxford, 1998); D. B. Weishampel, P. Dodson ve H. Osmolska, *The Dinosauria* (University of California Pres, Berkeley, 1990).

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Farklı canlıların birleşerek tek bir canlı haline gelmesi, ökaryot atalarının evrimi için neden avantajlı olmuş olabilir? Buna paralel olarak yakın tarihli, ortak yaşam sonucu tek bir canlıda bütünleşmiş örnekler verebilir misiniz?
2. Yaşamın başlangıcı aşamalarında, bugün anlaşıldığı şekliyle, fenotip ve genotip ayrımı yoktu. Bu ayrımı ne belli eder? Ve bu ayrım hangi aşamada ortaya çıkmış olabilir?
3. Biyolojik türler kavramını (bkz. Bölüm 2) düşünecek olursak, türler ilk ne zaman var oldular? O zamanki canlılar tür değildilerse, neydiler? Uyarlanma ve çeşitlenme açısından türlerin ortaya çıkmasının ne gibi sonuçları olmuş olabilir?
4. Kambriyan döneminden beri hayvanların morfolojik çeşitliğinin artmış, azalmış ya da aynı kalmış olduğunu nasıl belirleyebilirsiniz?
5. Devoniyen ve Kretase dönemlerindeki kara topluluklarını karşılaştırın. Bitki ve hayvanların çeşitliliği açısından farklılıklarına ne yol açmış olabilir?
6. Pleistosen'deki megafauna yok oluşunun nedeninin insanlar olduğu hipotezini sınamak için hangi kanıtlar gerekli olurdu?
7. Pleistosen buzullarının geri çekilmesinin, türlerin yayılmasında ve dağılımlarının değişmesindeki önemini, türlerin evrimsel değişimi ve ekolojik birliklerin tür birleşimleri açısından tartışınız (ayrıca bkz. Bölüm 7 ve 16).

6

Evrimsel Coğrafya

İnsanlar, nerede köken almıştır ve hangi yolları izleyerek bütün dünyaya yayılmıştır? Sıçanlar dünyanın her tarafında bulunurken, neden kangurular sadece Avustralya'da bulunur? Neden tropik kuşak ormanlarında ılıman kuşak ormanlarından çok daha fazla sayıda ağaç, böcek ve kuş türü vardır?

Bu sorular, canlıların coğrafi dağılımlarının çalışılması olarak tanımlanan **biyocoğrafya**nın çözmeye çalıştığı sorunları gösterir. HAYVAN ve BİTKİ COĞRAFYASI, biyocoğrafyanın sırasıyla hayvan ve bitki türlerinin coğrafi dağılımları ile ilgilenen alt bölümleridir. Canlıların coğrafi dağılımlarının evrimsel olarak çalışılması, jeoloji, paleontoloji, sistematik ve ekoloji ile yakın ilişkilidir. Örneğin, kara parçalarının dağılımları ve iklimlerin geçmişinin yerbilimsel olarak çalışılması, çoğu kez canlıların coğrafi dağılımlarının nedenlerini aydınlatır. Diğer taraftan, canlıların coğrafi dağılımları, bazen yerbilimsel olaylar hakkında kanıtlar sunar. Aslında, canlıların coğrafi dağılımları, jeologlar kabul etmeden çok önce bazı bilim adamları tarafından kıtaların kayıp yerlerini değiştirmesinin kanıtı olarak kullanılmıştır.



Eski ve Yeni Dünya maymunları. Afrika ve Asya maymunları, *Colobus* cinsi (solda) gibi, Catarrhini taksonuna dâhildir. Yeni Dünya (Güney ve Orta Amerika) maymunları, uluyan maymun *Alouatta palliata* (aşağıda) gibi, tamamen farklı olan Platyrrhini taksonuna aittir. (*Colobus* © Charles McRae /Visuals Unlimited; *Alouatta* © Roy P. Fontaine /Photo Researchers, Inc.)

Bazı durumlarda, bir taksonun coğrafi dağılımı, en iyi tarihsel olaylarla açıklanabilir. Diğer durumlarda, bugün işleyen ekolojik etkenler, en iyi açıklamayı sunabilir. Bu yüzden, biyocoğrafya, temel olarak **tarihsel biyocoğrafya** ve **ekolojik biyocoğrafya** alt bölümlerine ayrılabilir. Coğrafi dağılımların tarihsel ve ekolojik açıklamaları, birbirini tamamlayıcıdır ve her ikisi de önemlidir (Brown ve Lomolino 1998; Myers ve Giller 1988; Ricklefs ve Schluter 1993).

Evrimin Biyocoğrafi Kanıtları

Hem Darwin hem de Wallace, biyocoğrafyaya yoğun ilgi duymuştur. Wallace, daha sonraki çalışma yaşamının çoğunu biyocoğrafyaya adamış ve bugün hala geçerli olan hayvan coğrafyasının başlıca desenlerini tanımlamıştır. Canlıların coğrafi dağılımları, Darwin'e evrimin gerçekleştiğine yönelik fikir ve kanıtları sunmuştur. Bugün bize belirli biyocoğrafi gerçeklerin nedenleri öyle apaçık görünür ki, onlardan nadiren söz ederiz. Eğer birisi bize neden Hawaii Adaları'nda fillerin yaşamadığını sorarsa, doğal olarak fillerin oraya gidemediği cevabını veririz. Bu cevap, fillerin başka bir yerde, yani bir kıta üzerinde köken aldığını varsayar. Ancak, Darwin ve Wallace'ın mücadele ettiği evrimsel bir dünya görüşü öncesinin özel tanrısal yaratılış düşüncesinde, böyle bir cevabın yeri yoktur. Çünkü özel tanrısal yaratılış görüşüne göre, Yaratıcı her türü herhangi bir yere veya aynı zamanda birçok yere yerleştirebilirdi. Aslında, Yaratıcının bir türü habitatı neredeyse oraya yerleştirmesini beklemek daha mantıklı olurdu.

Darwin, *Türlerin Kökeni*'nin iki bölümünü, özel yaratılış hipotezi altında daha az anlaşılır olan birçok biyocoğrafi gerçeğin, eğer bir tür (1) belirli bir alan veya bölgede köken alıyor, (2) yayılım (dispersal) yoluyla daha geniş bir coğrafi dağılıma ulaşıyor ve (3) göç ettiği farklı bölgelerde değişiyor ve yeni türlere ayrılıyorsa, çok daha anlaşılır olduğunu göstermeye ayırmıştır. (Darwin'in zamanında kıtaların hareket edebildiğini gösteren az sayıda ipucu vardı. Bugün kara parçalarının hareketi, aynı zamanda belirli coğrafi dağılım desenlerini açıklar.) Darwin, aşağıdaki ana fikirleri vurgulamıştır:

İlk olarak, Darwin, *"farklı bölgelerde yaşayan canlıların ne benzerliği ne de farklılığının, iklimsel ve diğer fiziksel koşullar tarafından tamamıyla açıklanabildiğini"* söylemiştir. Benzer iklimler ve habitatlar, çöller ve yağmur ormanları gibi, hem Eski Dünya hem de Yeni Dünya'da bulunur. Ancak, oralarda yaşayan canlılar ilişkisizdir. Örneğin, kaktüsler (Cactaceae ailesi), Yeni Dünya ile sınırlıdır. Oysa Eski Dünya çöllerinin kaktüs benzeri bitkileri, diğer ailelerin üyesidir (Şekil 6.1). Bu bölümün girişinde gösterilen uluyan ve colobus maymunları gibi benzer habitatlara ve beslenme biçimlerine sahip olsalar bile, Yeni Dünya maymunları büyük bir grubun (Platyrrhini), Eski Dünya maymunları ise diğer bir büyük grubun (Catarrhini) üyesidir.

Darwin'in ikinci ana fikri, *"serbest hareketi kısıtlayan çeşitli engellerin, farklı bölgelerde yaşayan canlılar arasındaki farklılıklarla yakın ve önemli bir şekilde ilişkili olduğu-*

Şekil 6.1 Çöl bitkilerinde benzeştirici (konvergent) gelişme biçimi. Hepsi gövdeleriyle fotosentez yapan bu yapraksız etli bitkiler, uzaktan akraba üç aileye dâhildir. (A) Bir Kuzey Amerika kaktüsü (Cactaceae ailesi). Bu tür, *Lophocereus schottii*, Baja Kaliforniya'ya özgüdür. (B) *Stapelia* cinsinden bir leş çiçeği (Apocynaceae). Böceklerle tozlaşan bu etli bitkiler, güney Afrika'dan doğu Hindistan'a kadar yayılır. (C) Afrika'nın Namib Çölü'nde yaşayan *Euphorbia* (Euphorbiaceae) cinsinden bir tür. (A–C © Photo Researchers, Inc. A, Richard Parker; B, Geoff Bryant; C, Fletcher ve Baylis.)

(A)



(B)



(C)



dur". Darwin, örneğin Güney Amerika'nın doğu ve batı kıyılarında yaşayan denizel türlerin çok farklı olduğundan söz etmiştir.

Darwin'in "üçüncü büyük gerçeği", *türlerin kendileri bir yerden bir yere farklı olmalarına rağmen, aynı kıta veya denizin canlılarının ilişkili olduğudur.* O, bir örnek olarak Güney Amerika'nın sucul kemirgenlerinin (bataklık kunduzu ve hint domuzuna benzer bir kemirgen olan kapibara), Kuzey Yarımküre'nin sucul kemirgenlerine (kunduz ve misk sıçanı) değil, Güney Amerika'nın dağlık ve otlak alanlarında yaşayan kemirgenlerine yapısal olarak benzer ve yakın olduğundan sözetmiştir.

Darwin, "bu gerçeklerde, fiziksel koşullardan bağımsız olarak aynı karasal ve sucul alanlar üzerinde mekân ve zaman boyunca derin bir organik bağ olduğunu görüyoruz. ...Bu bağ, bildiğimiz kadarıyla, birbirine oldukça benzer canlıların meydana gelmesinden tek başına sorumlu olan kalıtımdır [yani, ortak soydur]." demiştir.

Darwin için bir türün farklı yerlerde yaratılmadığını, ancak *tek bir bölgede köken aldığını* göstermek önemli olmuştur. O, özellikle adalarda yaşayan canlılardan destekleyici kanıtlar toplamıştır. İlk olarak, *uzak okyanus adaları, genellikle tam olarak uzak mesafelere yayılım yeteneğine sahip canlıları barındırırken,* bu yeteneğe sahip olmayanları barındırmaz. Örneğin, birçok adada doğal olarak yaşayan memeliler, sadece yarasalardır. İkinci olarak, *birçok kıtasal bitki ve hayvan türü, insanlar tarafından taşındıkları okyanus adalarında sağlıklı bir biçimde yaşar.* Bu yüzden, Darwin, "her türün ayrı olarak yaratıldığı öğretisini kabul eden biri, okyanus adaları için yeterli sayıda en iyi şekilde uyum sağlamış bitki ve hayvan türünün yaratılmadığını kabul etmek zorunda kalacaktır" demiştir. Üçüncü olarak, adalarda yaşayan türlerin çoğu, açıkça *en yakın kara parçasında yaşayan türlerle ilişkilidir.* Bu, köken aldıkları yerin en yakın kara parçası olduğunu gösterir. Darwin, bunun Galapagos Adaları'nın neredeyse bütün bitki ve hayvan türleri için geçerli olan durum olduğunu söylemiştir. Dördüncü olarak, *bir adada yaşayan endemik türlerin oranı, özellikle oraya yayılım fırsatı az olduğu zaman yüksektir.* Beşinci olarak, *ada türleri, çoğu kez kıtalardaki atalarından izler taşır.* Örneğin, Darwin, tohumlar üzerindeki çengellerin memeliler tarafından taşınmalarına yönelik bir uyum olduğundan, ancak memelileri barındırmayan okyanus adalarında yaşayan birçok endemik bitkinin yine de çengelli tohumlar taşıdığından söz etmiştir.

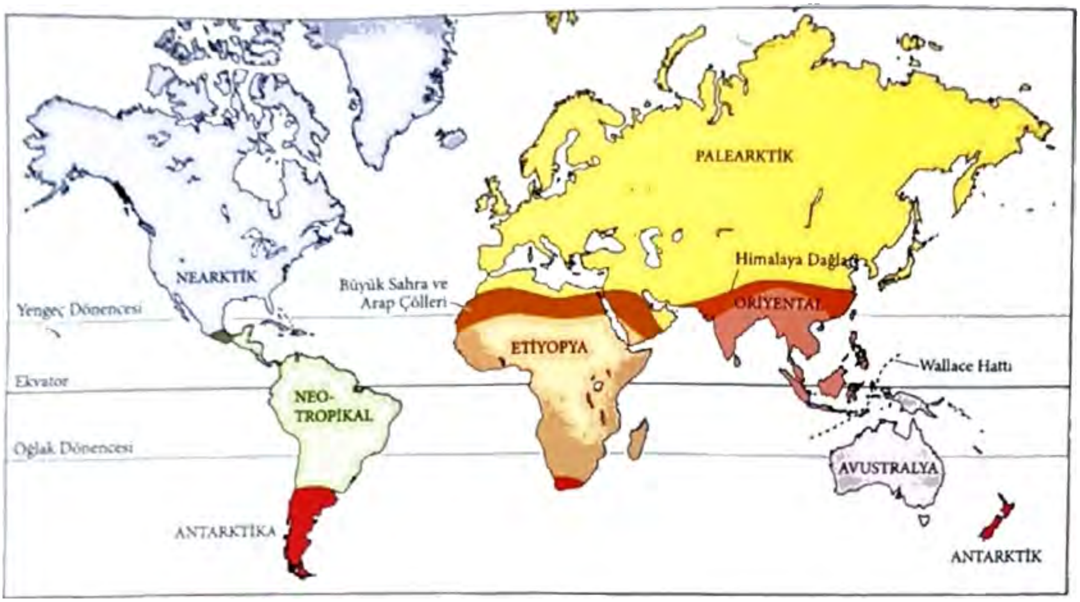
Neredeyse 1,5 yüzyıllık araştırmalardan sonra bugün bütün bu fikirlerin gerçek olması, Darwin'in bilgisi ve kavrayışının kanıtıdır. Taşıl kayıtları ve kıta kaymaları ile deniz seviyesi değişiklikleri gibi yerbilimsel olaylar hakkındaki muazzam bilgimiz, bilgi birikimimize ilave olmuş, ancak Darwin'in ana fikirlerinden hiçbirini geçersiz kılmamıştır.

Başlıca Coğrafi Dağılım Örüntüleri

Neredeyse her türün coğrafi dağılımı, bir dereceye kadar sınırlıdır. Birçok yüksek takson (cins, aile vb.), aynı şekilde belirli bir coğrafi bölgeye özgüdür (**endemiktir**). Örneğin, semender cinsi *Plethodon*, Kuzey Amerika ile sınırlıdır ve *Plethodon caddoensis*, sadece batı Arkansas'ın Caddo Dağları'nda bulunur. Güvercin ailesi (Columbidae) gibi bazı yüksek taksonlar, neredeyse dünyanın her tarafında yer alır. Oysa diğerleri, dar bir alana endemiktir (örneğin, kivi ailesi, Apterygidae, Yeni Zelanda'ya özgüdür; Şekil 6.13'e bkz.).

Wallace ve diğer ilk biyocoğrafyacılar, birçok yüksek taksonun aşağı yukarı benzer coğrafi dağılımlara sahip ve yaşam varlığının (biyotanın) taksonomik bileşiminin belirli bölgeler içinde, bu bölgeler arasında olduğundan daha tekdüze olduğunun farkına varmıştır. Wallace, bu gözlemlere dayanarak, tatlı su ve kara canlıları için bugün hala yaygın olarak kabul edilen birkaç **biyocoğrafi bölge** tanımlamıştır (Şekil 6.2). Bu bölgeler, *Palearktik* (ılıman ve tropik Avrasya ve kuzey Afrika), *Nearktik* (Kuzey Amerika), *Neotropikal* (Güney ve Orta Amerika), *Etiyopya* (Sahra altı Afrika), *Oriyental* (Hindistan ve Güneydoğu Asya) ve *Avustralya* (Avustralya, Yeni Gine, Yeni Zelanda ve yakın adalar)'dır. Bu bölgeler, bugünkü iklim ve kara parçalarının dağılımından çok, dünyanın geçmişinin sonucudur. Örneğin, WALLACE HATTI, yakın ve benzer iklime sahip olmalarına rağmen, hayvan varlıkları (faunaları) çok farklı olan adaları birbirinden ayırır. Bu adalar, sadece son zamanlarda birbirine yaklaşan iki ayrı litosferik plaka üzerindedir ve iki farklı biyocoğrafi bölgeye ayrılır: Oriyental ve Avustralya.

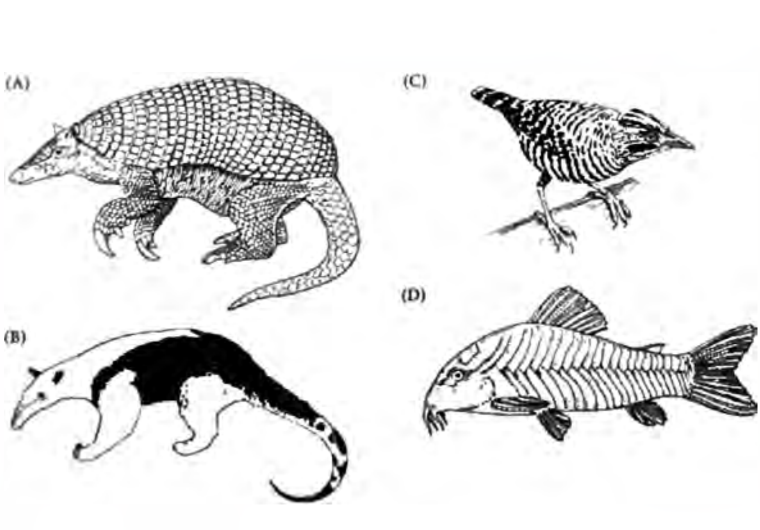
Her biyocoğrafi bölge, orada başka bir yerden çok daha fazla çeşitlilik gösteren veya neredeyse oraya özgü olan birçok yüksek takson barındırır. Neotropikal



Şekil 6.2 Biyocoğrafi bölgeler. A. R. Wallace tarafından tanımlanan biyocoğrafi bölgeler, Palearktik, Etiyopya, Oriyental, Avustralya, Nearktik ve Neotropikal'dir. Bazı araştırmacılar, Güney Amerika ve Afrika'nın güneyini ve Yeni Zelanda'yı başka bir biyocoğrafi bölge, Antarktik olarak düşünür.

bölgenin (Güney Amerika) endemik taksonları, örnek olarak verilebilir: Xenarthra (karıncayiyenler ve akrabaları), platirin primatlar (örümcek maymunları ve marmosetler gibi), sinekkuşları, ses çıkarma organları daha az gelişmiş ötücü kuşların (=suboscines) büyük bir grubu (sinekkapanlar ve karıncakuşları gibi), yayınbalıklarının birçok ailesi ve ananas ailesi (Bromeliaceae) gibi bitki aileleri (Şekil 6.3; ayrıca, bölüm girişindeki şekile bkz.). Her biyocoğrafi bölge içinde ayrı ayrı türler, daha sınırlı coğrafi dağılımlara sahip olabilir. Ayrıca, habitat açısından önemli derecede farklı olan veya dağ silsileleri veya diğer engeller tarafından ayrılan bölgeler, oldukça farklı tür topluluklarına sahip olacaktır. Bu yüzden, biyocoğrafi bir bölge, çoğu kez hayvan ve bitki varlığı (fauna ve florası) farklı alanlara veya endemizm bölgelerine bölünebilir (Şekil 6.4).

Biyocoğrafi bölgeler arasındaki sınırlar, bazı taksonlar komşu biyocoğrafi bölgelere farklı derecelerde sokulacağı için çok net bir şekilde çizilemez. Örneğin, Nearktik bölgenin (Kuzey Amerika) bizon, alabalık, huş ağacı gibi bazı türleri, Pale-



Şekil 6.3 Neotropikal biyocoğrafi bölgesine endemik taksonlardan örnekler. (A) Bir armadillo (Xenarthra takımı). (B) Bir karıncayiyen (Xenarthra takımı). (C) Neotropikal bölgede ses çıkarma organları daha az gelişmiş ötücü kuşların (=suboscines) muazzam evrimsel uyumsal açılımını temsil eden Formicariidae ailesinden bir tür. (D) Bir zırhlı kedibalığı (Callichthyidae); Güney Amerika'ya özgü tatlı su kedibalıklarının birçok ailesinden biri. (A, B, Emmons 1990; C, Haverschmidt 1968; D, Moyle ve Cech 1983.)



Şekil 6.4 Kuşların coğrafi dağılım örüntüsüne dayanan Avustralya'daki endemizm bölgeleri. Diğer omurgalıların coğrafi dağılımları, benzer örüntüler oluşturur. (Cracraft 1991.)

arktik bölgenin (Avrasya) taksonları ile ilişkilidir. Ancak, Nearktik bölgenin diğer türleri, Neotropikal bölgenin canlıları ile ilişkilidir ve onlardan köken almıştır. Armadillo, opossum ve güneydeki ağaçlarda sarkık öbekler oluşturan İspanyol yosunu (*Tillandsia usneoides*), buna örnek olarak verilebilir.

Bazı taksonlar, **parçalı dağılımlara** sahiptir; yani dağılımları boşluklar içerir. Parçalı dağılan yüksek taksonlar, genellikle bulundukları her alanda farklı temsilcilere sahiptir. Örneğin, büyük ölçüde uçamayan kuşlar, Afrika, Neotropikal bölge, Avustralya ile Yeni Gine ve Yeni Zelanda'da farklı temsilcilere (devekuşları ve devekuşlarına benzeyen diğer türler) sahip olan monofiletik bir gruptur (bkz. Şekil 6.13). Akciğerli balıklar, keseli memeliler, Cichlidae ailesi (bkz. Şekil 6.12) ve güney kayın ağaçları (*Nothofagus*) gibi diğer birçok takson, aynı zamanda güneydeki iki veya daha fazla kıta arasında paylaşılır (Goldblatt 1993). Diğer bir yaygın parçalı dağılım örüntüsü, hem doğu Kuzey Amerika hem de ılıman doğu Asya'da bulunan, ama bu alanlar arasında bulunmayan birçok cins [Amerika timsahları (*Alligator*), kokarca lahanaları (*Symplocarpus*) ve lale ağaçları (*Liriodendron*) gibi] tarafından sergilenir (Wen 1999). Bu bölümde, bu örüntülerin bazılarının nedenlerini daha sonra inceleyeceğiz.

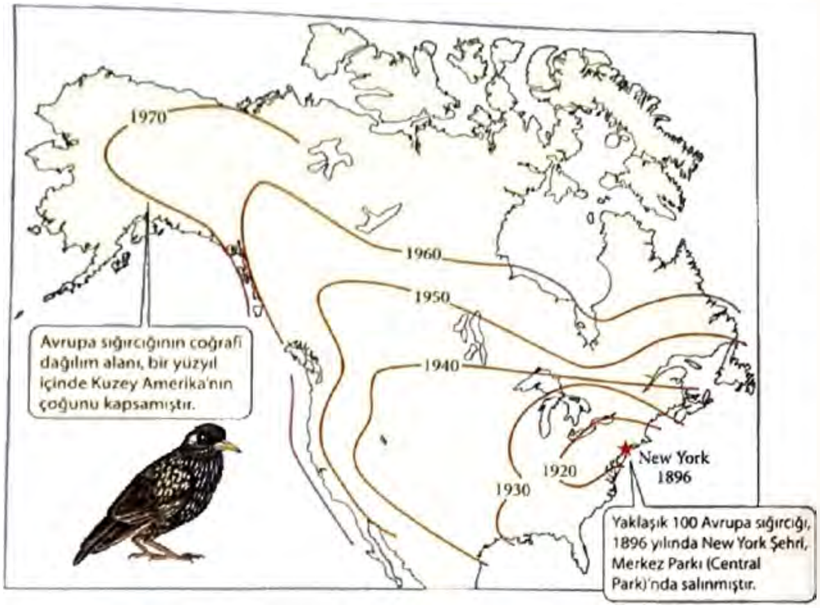
Coğrafi Dağılımları Etkileyen Tarihsel Etkenler

Bir taksonun coğrafi dağılımı, hem güncel hem de tarihsel etkenlerden etkilenir. Bir türün coğrafi dağılımı, geçilemeyen jeolojik engeller veya türün uyarlanmadığı ekolojik koşullar tarafından sınırlandırılabilir. Bu kısımda, bir taksonun bugünkü coğrafi dağılımını şekillendiren yokoluş (soy tükenmesi), yayılım (dispersal) ve toplumsal yalıtım (vikaryans) gibi tarihsel süreçler üzerinde duracağız.

Bir türün coğrafi dağılımı bazı toplumların, yüksek bir taksonun coğrafi dağılımı ise o taksona ait bazı türlerin yokoluşu sonucu küçülmüş olabilir. Örneğin, at ailesi, Equidae, Kuzey Amerika'da köken almış ve çeşitlenmiştir. Ancak, bu aile, daha sonra orada yok olmuştur; bugün sadece Afrika zebraları ile Asya yaban eşek ve atları hayatta kalmıştır. (Atlar, daha sonra Kuzey Amerika'ya Avrupalı yerleşimciler tarafından getirilmiştir). Benzer şekilde, yokoluş, doğu Asya ve doğu Kuzey Amerika'da yaşayan ilişkili taksonlar arasındaki parçalı dağılımın nedenidir. Birçok bitki ve hayvan türü, erken Tersiyer sırasında Kuzey Amerika ve Avrasya'nın kuzey bölgeleri boyunca yayılmıştır. Sıcak ve nemli bir iklim ve Kuzey Amerika ile hem Avrupa hem de Sibirya arasındaki kara bağlantıları, bu türlerin yayılmasını kolaylaştırmıştır. Bu taksonların birçoğu, batı Kuzey Amerika'da geç Tersiyerde dağların oluşması ve daha soğuk ve kurak bir iklim yüzünden yok olmuştur. Avrupa'da ise Pleistosen buzullaşmaları, bu taksonların birçoğunu ortadan kaldırmıştır (Wen 1999; Sanmartin vd. 2001).

Türler, coğrafi dağılımlarını yayılım (yani, bireylerin hareketi) yoluyla genişletir. Bazı araştırmacılar, iki çeşit yayılım ayırt eder: COĞRAFİ DAĞILIMIN GENİŞLEMESİ (az çok süreklilik sergileyen uygun yaşam alanlarını içeren geniş alanlar boyunca bireylerin hareketi) ve SIÇRAYARAK YAYILIM (bir engeli aşan bireylerin hareketi) (Myers ve Giller 1988). Bazı bitki ve hayvan türleri, coğrafi dağılımlarını çok hızlı olarak genişletebilir. Son iki yüz yıl içinde insanlar tarafından Avrupa'dan yanlışlıkla getirilen birçok bitki türü, New York ve New England'dan Kuzey Amerika'nın büyük bir kısmına yayılmıştır. Sığırcık (*Sturnus vulgaris*) ve ev serçesi (*Passer domesticus*) gibi bazı kuş türleri, bir yüzyıl içinde aynı şekilde coğrafi dağılımlarını genişletmiştir (Şekil 6.5). Diğer türler, kendileri büyük engelleri geçer. Sığır balıkçılı

Şekil 6.5 Avrupa sığırcığının (*Sturnus vulgaris*) 1896 yılında New York şehrine getirilmesinden sonra coğrafi dağılım alanını genişletmesinin tarihi. (Brown ve Gibson 1983.)



(*Bubulcus ibis*), görünüşe göre insanların yardımı olmaksızın Güney Amerika'ya ulaştığı yaklaşık 75 yıl öncesine kadar, sadece Eski Dünya'nın tropik ve tropik altı kısımlarında bulunmuştur (Şekil 6.6). Bu tür, o günden beri Yeni Dünya'nın daha sıcak kısımlarında yayılır.

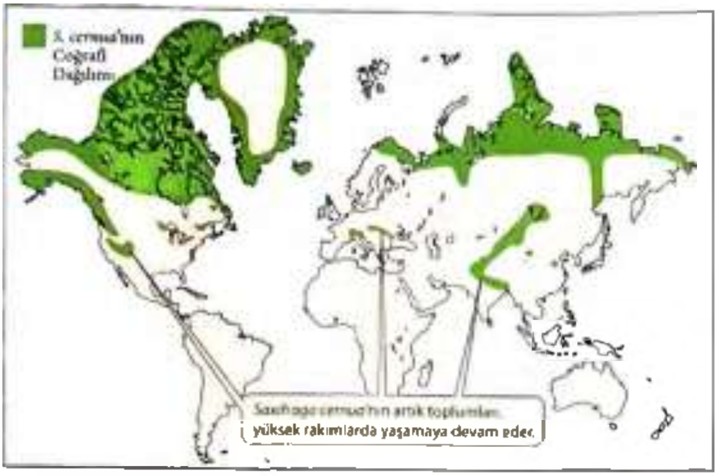
Eğer büyük bir engel ortadan kalkarsa, birçok tür az çok birlikte coğrafi dağılımlarını genişletebilir. Bu, ilişkili yayılım desenleriyle sonuçlanır (Lieberman 2003). Örneğin, birçok bitki ve hayvan türü, Pliyosende Panama Kıstağı oluştuğu zaman Güney Amerika ile Kuzey Amerika (bkz. Bölüm 5) ve erken Tersiyerde Atlantik bir kara köprüsü üzerinden Avrupa ile Kuzey Amerika arasında hareket etmiştir (Sanmartin vd. 2001).

Toplumsal yalıtım (vikaryans), yaygın bir türün toplumlarının jeoloji, iklim veya habitattaki değişikliklerin sonucu olarak ortaya çıkan engeller tarafından ayrılması/yalıtılması anlamına gelir. Bu ayrılmış toplumlar, birbirinden farklılaşır ve çoğu kez farklı alttür, tür veya yüksek taksonları oluşturur. Örneğin, birçok balık, karides ve diğer denizel hayvan grupları için Panama Kıstağı'nın Pasifik tarafında yaşayan bir türün en yakın akrabası, kıstağın Karayip tarafında yaşayan bir türdür. Bu örüntü, geniş bir coğrafi dağılıma sahip atasal bir türün Pliyosende Panama Kıstağı'nın yükselmesi sonucu parçalanan toplumlarının farklılaşmasına bağlanır (Lessios 1998). Toplumsal yalıtım, bazen ayrı alanlardaki ilişkili taksonların varlığını açıklar.

Yayılım ve toplumsal yalıtım, her ikisi de önemli süreçlerdir, ancak önsel (a priori) olarak bir taksonun dağılımının tek açıklaması olarak varsayılamazlar. Birçok durumda, yayılım, toplumsal yalıtım ve yokoluş, önemli bir rol oynar. Örneğin, türlerin Pleistosen buzullaşmaları sırasında coğrafi dağılımlarını yayılım yoluyla yeni bölgelere doğru değiştirdiğini biliyoruz (bkz. Şekil 5.29). Soğuğa uyum sağlamış bazı kuzey türle-



Şekil 6.6 Alabama'da bir ineğe eşlik eden bir sığır balıkçılı (*Bubulcus ibis*). Bu balıkçıl, hem Eski hem de Yeni Dünya'da otlayan toynaklıların ortaya çıkardığı böceklerle beslenir. (Fotoğraf © A. Morris/Visuals Unlimited.)





Şekil 6.7 Bir taşkıran çiçeğinin (*Saxifraga cernua*) Kuzey Yarımküre'nin kuzey ve dağlık bölgelerinde parçalı dağılımı. Bu tür, buzul dönemlerinde işgal ettiği güney bölgelerden geri çekilmiştir. Ancak, artık toplumları, güney bölgelerin yüksek rakımlarında yaşamaya devam eder. (Brown ve Gibson 1983; fotoğraf, Egil Michaelsen ve Norveç Botanik Kurumu'nun izniyle)

ri, daha güneye dağılmıştır. Bu türlerden bazılarının güney toplumları (dağların soğuk yüksek kesimlerinde hayatta kalan toplumları hariç), iklim ısındığı zaman yok olmuştur (Şekil 6.7). Bu durumda, elverişsiz habitatların oluşması yüzünden toplumların parçalanması, yokoluş ile birlikte gerçekleşmiştir.

Tarihsel Biyocoğrafyada Hipotezlerin Sınanması

Biyocoğrafyacılar, coğrafi dağılımların geçmişini anlamak için çeşitli ilkeleri kullanır. Bu ilkelerden bazıları iyi tanımlanmıştır. Örneğin, bir taksonun coğrafi dağılımı, kendisi ortaya çıkmadan önce gerçekleşen bir olayla açıklanamaz. Miyosende ortaya çıkan bir cins, Kretasede gerçekleşen kıta kaymalarıyla coğrafi dağılımına ulaşmış olamaz. Diğer bazı ilkeler daha tartışmalıdır. Geçmişte bazı araştırmacılar, bir taksonun günümüzde en çok çeşitlilik gösterdiği bölgede ortaya çıktığını varsaymıştır. Ancak, at ailesinin gösterdiği gibi, bunun böyle olması gerekmez. Atlar, bugün sadece Afrika ve Asya'ya özgü olmalarına rağmen, Kuzey Amerika'daki atalarının soyundan gelir.

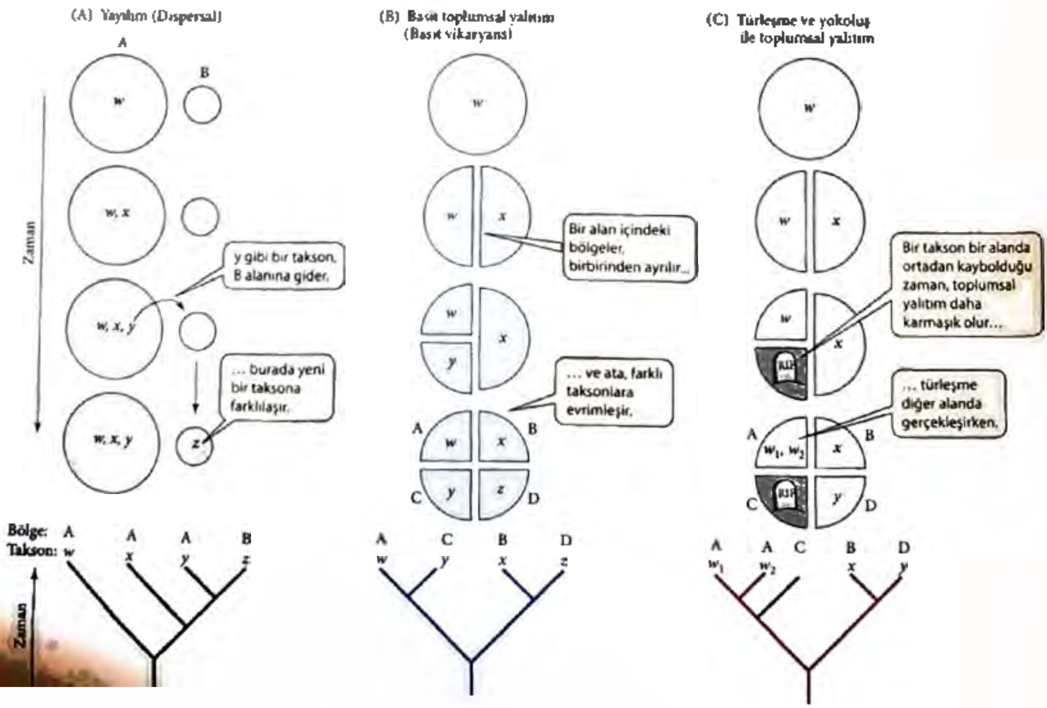
Bir taksonun dağılımını açıklayan başlıca hipotezler, yayılım ve toplumsal yalıtımdır. Örneğin, birisi, uçamayan kuşların bir kıtadan diğerine yayılıp yayılmadığını veya daha sonra güneyde birkaç kıtaya ayrılmış olan tek bir kara parçasındaki atalarının soyundan gelip gelmediğini sorabilir. Filogenetik analiz, bu hipotezleri değerlendirmede temel bir rol oynar, ancak kanıt sağlayan diğer kaynaklar da yararlı olabilir. Örneğin, bir alan son derece "dengesiz" bir yaşam varlığına sahip, yani diğer alanlarla bağlantılıyken sahip olması beklenen birçok taksondan yoksun ise, oraya çoğu kez yayılım yoluyla yerleşildiği tahmin edilir. Bu varsayım, özellikle amfibiler ve uçamayan memeliler gibi canlılardan yoksun okyanus adalarına uygulanmıştır. Taşıl kayıtları da önemli kanıtlar sağlayabilir (Lieberman 2003). Örneğin, bu kayıtlar, bir taksonun bir yerde başka bir yerde ortaya çıkmadan önce çoğaldığını gösterebilir. Yerbilimsel veriler, engellerin ortaya çıkması veya ortadan kaybolması hakkında bir şeyler anlatabilir. Örneğin, taşıl armadillolar (bkz. Şekil 6.3A), Tersiyer boyunca Güney Amerika ile sınırlıdır ve Kuzey Amerika'nın sadece Pliyosen ve Pleistosen tabakalarında bulunur. Bu örüntü, armadilloların Güney Amerika'dan Kuzey Amerika'ya Panama Kıstağı oluştuktan sonra yayıldıklarını gösterir. Bununla birlikte, paleontolojik veriler özenle yorumlanmalıdır. Çünkü bir takson, seyrek bir taşıl kaydının gösterdiğinden çok daha yaşlı ve daha uzun bir süre bir bölgede yaşamış olabilir.

Filogenetik yöntemler, modern tarihsel biyocoğrafya çalışmalarının çoğunun temelini oluşturur. Böyle birkaç yöntem, özellikle Daniel Brooks (1990), Roderick Page (1994) ve Fredrik Ronquist (1997) tarafından coğrafi örüntüleri analiz etmek için geliştirilmiştir. Bu yöntemler arasında önemli farklılıklar vardır. Ancak, hepsi, yaşayan taksonların coğrafi dağılımları hakkındaki verilerden ataların coğrafi dağılımlarını anlamak için en yalının yeğlenmesi (parsimoni) yaklaşımını kulla-

nır. (Filogeniden atasal dağılımları çıkarsamak, bir dereceye kadar atasal özellik durumlarını çıkarsamaya benzer; bkz. Şekil 3.3). Ronquist'in metodu, YAYILIM-TOPLUMSAL YALITIM ANALİZİ, tamamen yayılımın önemini göz önünde bulundurur ve bu yüzden biyolojik olarak daha gerçekçidir. Bu yöntem, toplumsal yalıtımı, coğrafi dağılımlardaki değişiklikleri açıklayan "farksızlık hipotezi" olarak varsayar. Bu, yeni türlerin genellikle coğrafi yalıtım sırasında ortaya çıktığı (bkz. Bölüm 16) prensibine uygundur. Ne zaman bir coğrafi dağılımı açıklamak için yayılım ya da yokoluş hipotezleri kullanılsa, bir "maliyet" (cost) söz konusu olur. Bir türün coğrafi dağılımını en düşük "maliyetle" açıklayan tarihsel hipotez, en yalın (tutumlu) veya uygun hipotez olarak düşünülür.

Toplumsal yalıtım hipotezine göre, monofiletik grupların farklı alanlarda bulunmasını ve filogeninin gösterdiği coğrafi ayrılma sırasının alanların birbirinden ayrılma sırasına uymasını bekleriz (Şekil 6.8). Örneğin, Afrika, Avustralya ve Güney Amerika'nın her yerinde dağılan monofiletik bir grubun Avustralya ve Güney Amerika'da yaşayan türleri, birbiriyle Afrika'da yaşayan türlere göre daha yakın ilişkili olmalıdır. Çünkü bu kara parçalarından Afrika, ilk olarak Gondwana kara parçasından ayrılmıştır. Aksine, B alanında bulunan bir tür, A alanında bulunan monofiletik bir grup içine yerleştiriliyorsa, A alanından B alanına yayılım olası olabilir (Şekil 6.8A). Bazı biyocoğrafyacılara göre, toplumsal yalıtım, eş zamanlı olarak birçok taksonun toplumlarını ayırmalıdır. Böylece, taksonlar, dağılımın ortak filogenetik örüntüleri hakkında bilgi vermelidir. Ayrıca, yayılım, özellikle engeller ortadan kalktığı zaman, farklı taksonlar arasında ortak örüntüler oluşturabilir (Lieberman 2003).

Şekil 6.8 Biyocoğrafi geçmişin delilleri olarak filogenetik ilişkiler. (A) Alan A'dan B'ye yayılım ve sonrasında gerçekleşen farklılaşma, olasılıkla akraba türlerin coğrafi dağılımıyla ilgili olarak parafiletik bir örüntü ortaya koyar. (B) Hayvan varlıklarının sırayla birbirinden ayrılmasının toplumsal yalıtımla ilgili geçmişi, olasılıkla alanların birbirinden ayrılmasına paralel bir filogeni ortaya koyar. (C) Başka türlü bir toplumsal yalıtım geçmişindeki karmaşıklıklar, yokoluşu (alan C'de) ve bir alan içinde türleşmeyi (alan A'da) kapsayan birkaç nedenden dolayı ortaya çıkabilir.



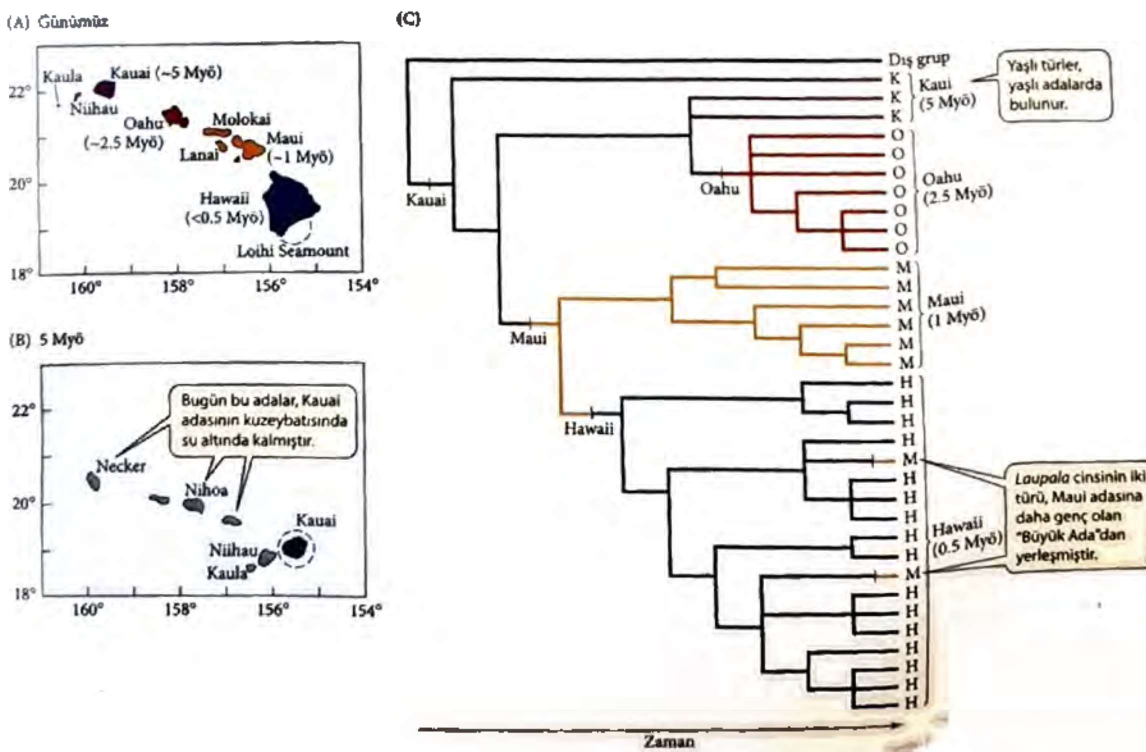
Tarihsel biyocoğrafya analizlerinden örnekler

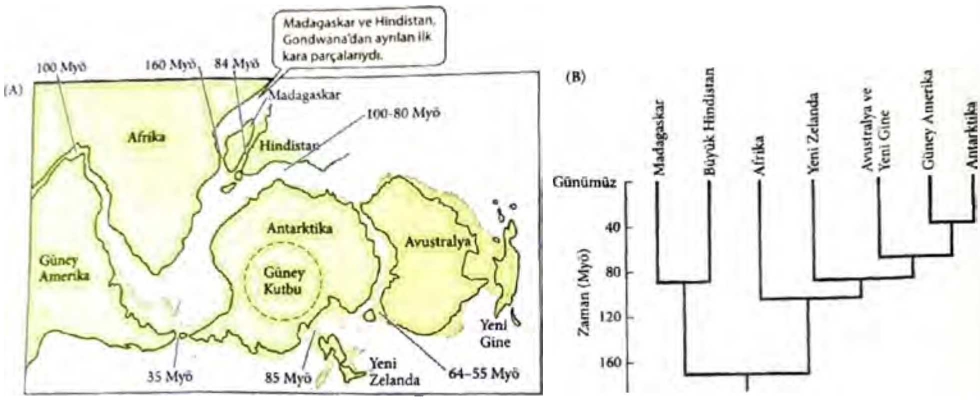
HAWAİİ ADALARINDAKİ ORGANİZMALAR. Pasifik Okyanusu'nun ortasındaki Hawaii Adaları, bir litosferik plakanın kuzeybatıya doğru "sıcak bir nokta" üzerindeki hareketi sırasında oluşmuştur. Bu plakanın bir taşıma kemerine benzeyen hareketi, ardışık volkanik konilerin oluşmasına neden olmuştur. Bu süreç, on milyon yıldır devam ediyor ve bir zamanlar okyanus yüzeyinin üzerinde olan batık volkanlar dizisi, mevcut adaların kuzeybatısında uzanıyor. Bugünkü adalardan takımadaların kuzeybatı ucunda bulunan Kauai, yaklaşık 5,1 milyon yaşındadır. En güneydoğudaki Hawaii "Büyük Ada"sı, en genç olan adadır ve yaşı 500.000 yıldan daha azdır (Şekil 6.9A, B).

Takımadaların yerbilimsel tarihi göz önünde bulundurulursa, bir grup Hawaii türünün beklenen en basit filogenisi, en temel soy hatlarının Kauai, en genç soy hatlarının ise Hawaii'de bulunduğu bir "tarak" şeklinde olacaktır. Bu örüntü, türler, genç adalardan yaşlı adalara doğru değil de, art arda yeni oluşan adalara doğru yayıldığı ve yokoluşa uğramadığı zaman ortaya çıkacaktır. Kerry Shaw (1995), büyük bir cırcırböceği cinsinin (*Laupala*) moleküler filogenetik analizini yaptığı zaman, tam olarak aynı örüntüyü bulmuştur (Şekil 6.9C). Kolonileşme, Hawaii'den Maui'ye yayılan iki tür hariç, yaşlı adalardan genç adalara doğru olmuştur ve her adaya sadece bir kez yerleşilmiştir. Her ada içinde türleşme hızı, oldukça yüksektir.

MADAGASKAR'DAKİ HAYVANLAR. Büyük Madagaskar adası, Afrika'nın doğusunda bulunur ve oldukça endemik (ve tehlike altında) olan yaşam varlığı, lemurlar gibi başka hiçbir yerde bulunmayan birçok grubu içerir (bkz. 6.10B). Madagaskar, Hindistan ile birlikte Gondwana'dan ayrılan ilk kara parçasıdır. Afrika'nın doğusundan yaklaşık 160–120 milyon yıl önce ayrılmışlardır (Şekil 6.10). Hindistan, Madagaskar'dan 88–63 milyon yıl önce ayrılmış ve güney Asya'ya yaklaşık 50 milyon yıl önce çarpmıştır. Biyocoğrafyacılar, yıllardır endemik Madagaskar tak-

Şekil 6.9 Hawaii Adaları ve bazı Hawaii cırcırböceklerinin filogenisi. (A) Günümüzdeki Hawaii takımadaları. Büyük Ada, Hawaii, adaların sırayla oluştuğu yer olan ve kesikli daire ile gösterilen "sıcak nokta"nın biraz kuzeybatısında bulunur. (B) Kauai, sıcak nokta üzerinde oluşurken, 5 milyon yıl önceki takımadalar. (C) Hawaii Adaları'ndaki cırcırböceği türlerinin (*Laupala*) filogenisi. Her türün ismi, üzerinde yaşadığı adanın isminin kısaltmasıyla yer değiştirmiştir. İki türün daha genç Hawaii adasından Maui adasına yerleşmesine karşın, birbirini izleyen genç gruplar genç adalar üzerinde bulunur. (A, B, H. L. Carson ve D. A. Clague 1995; C, Shaw 1995.)





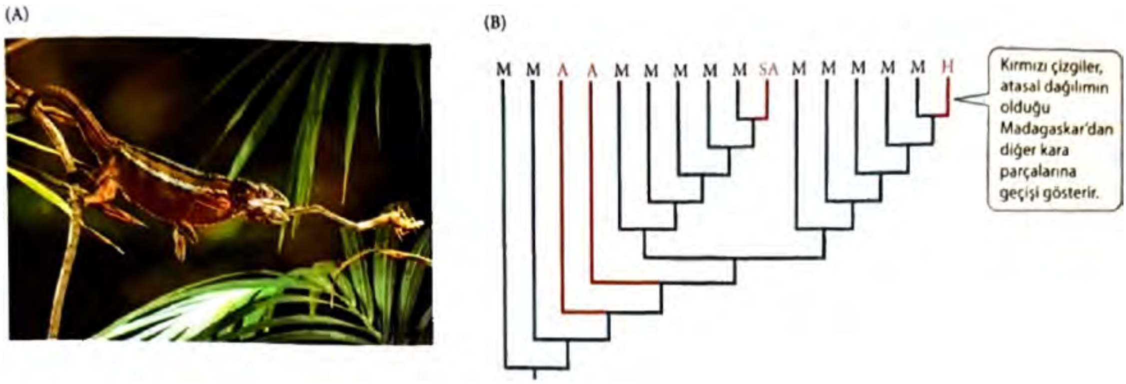
Şekil 6.10 (A) Erken Kretasede (120 milyon yıl önce, Myö) Gondwana kara parçasından bir manzara. Bu manzara, günümüzdeki Güney Kutbu üzerinde konumlanır ve güneydeki kara parçaları arasındaki bağlantıların koptuğu yaklaşık zamanları gösterir. Kıtaların günümüzdeki düzenlenişi, siyah çizgiler tarafından gösterilir. Bu çizgilerin ötesindeki yeşil alanlar da, erken Kretase sırasında deniz seviyesinin üzerinde konumlanmıştır. (B) Gondwana'nın parçalanma geçmişini açıklamaya çalışan dallanan diyagram. Bazen "alan kladogramı" olarak adlandırılır. "Büyük Hindistan", günümüzdeki Hindistan ve Sri Lanka alt kıtalarını içeren büyük bir kara parçasıydı. Bu dallanan ağaç, haritanın gösterdiği gibi, bazı kara parçalarının (örneğin, Güney Amerika) bitişiğindeki farklı alanların farklı zamanlarda nasıl ayrıldığını göstermez. (A, Cracraft 2001.)

sonlarının birçoğunun, güneydeki diğer kara parçalarında yaşayan akrabalarından ayrılmaları/yalıtılmaları (toplumsal yalıtım) sonucu ortaya çıktığını varsaymıştır. Bununla birlikte, son moleküler filogenetik çalışmalar, yayılımın temel bir rol oynadığını gösterir.

Raxworthy vd. (2002), bukalemunların (olağanüstü fırlatılabilir dilleriyle böcekleri yakalayan yavaş hareket eden kertenkeleler, Şekil 6.11A) filogenisini incelemiştir. Bukalemunlar, çoğunlukla Afrika, Madagaskar, Hindistan ve Hint Okyanusu adalarında dağılım gösterir. Toplumsal yalıtım hipotezine göre, Madagaskar ve Hindistan bukalemunları, birlikte Afrika bukalemunlarının kardeş grubunu oluşturmalıdır. Oysa filogeni, bukalemunların Gondwana kara parçası parçanladıktan sonra Madagaskar'da köken aldıkları ve su üzerinden Afrika, Hindistan ve adalara dağıldıkları hipotezini kuvvetle destekler (Şekil 6.11B). Lemurlar (Primatlar) ve firavun sıçanı benzeri Madagaskar karnivorlarıyla yapılan benzer analizler, aksi yönde yayılımı göstermiştir. Her iki grubun ataları, bu kara parçaları ayrıldıktan çok sonra Afrika'dan Madagaskar'a gitmiştir (Yoder vd. 2003).

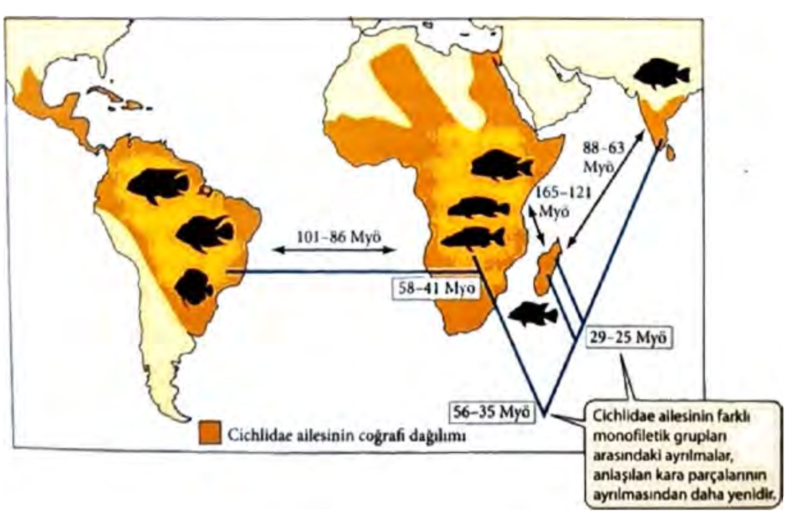
GONDWANA KARA PARÇASINDAKİ COĞRAFİ DAĞILIMLAR. Diğer birçok ilgi çekici biyocoğrafi sorun, üyeleri Güney Yarımküre'nin farklı kara parçalarında yaşayan taksonlardan kaynaklanır. En basit hipotez, tabii ki salt toplumsal yalıtımdır. Gondwana kara parçasının parçalanması, ortak bir atanın soyundan gelenleri ayırmıştır. Bununla birlikte, filogenetik analizler, hikâyenin bu kadar basit olmadığını ve bazı grupların geçmişinin halen çok tartışmalı olduğunu gösterir. Üç örnek, anlatılmak istenilen şeyi açıklayacaktır.

Cichlidae ailesi, tropik Amerika, Afrika, Madagaskar ve Hindistan'da bulunan tatlı su balıklarını içerir. Birkaç araştırmacı (örneğin, Vences vd. 2001; Sparks 2004) tarafından yapılan moleküler filogenetik analizler, iki kardeş monofiletik grup ortaya koymuştur. Bir grup, Hindistan ve Madagaskar türlerinden oluşur. Diğer grup ise, biri Afrika ve diğeri Güney Amerika'da bulunan daha küçük iki monofiletik gruptan meydana gelir. Bu, tamamen toplumsal yalıtım hipotezinin öngördüğü dallanma örüntüsüdür. Çünkü bu örüntü, tamamen bu dört bölgenin ayrılmasına paraleldir (Şekil 6.12). Bununla birlikte, Vences vd. (2001), DNA dizi (sekans) evriminin hızı ile ilgili yaptıkları özenli çalışmada, bu monofiletik gruplar arasındaki ayrılmaların kara parçaları arasındaki ayrılmalardan çok daha yeni olduğu sonucuna varmıştır. Örneğin, Hindistan/Madagaskar ve Afrika/Neotropikal monofiletik grupları arasındaki ayrılma, 56 milyon yıl öncesinden daha eski değildir. Oysa Madagaskar ve Hindistan, Afrika'dan en az 120 milyon yıl önce ayrılmıştır. Ayrıca, Cichlidae ailesi, büyük bir monofiletik grup olan ışın yüzgeçli balıkların yüksek derecede türemiş bir grubudur. (Işın yüzgeçli balıklar, Gondwana kara parçasının parçalanmasından uzun zaman sonrasına, geç Kretaseden öncesine kadar bilinmiyordu.) Bu aile, coğrafi dağılımına Gondwana kara parçasından ayrılan kıtalarda kalarak (toplumsal yalıtımla) değil, yayılım yoluyla ulaşmış gibi görünmektedir.

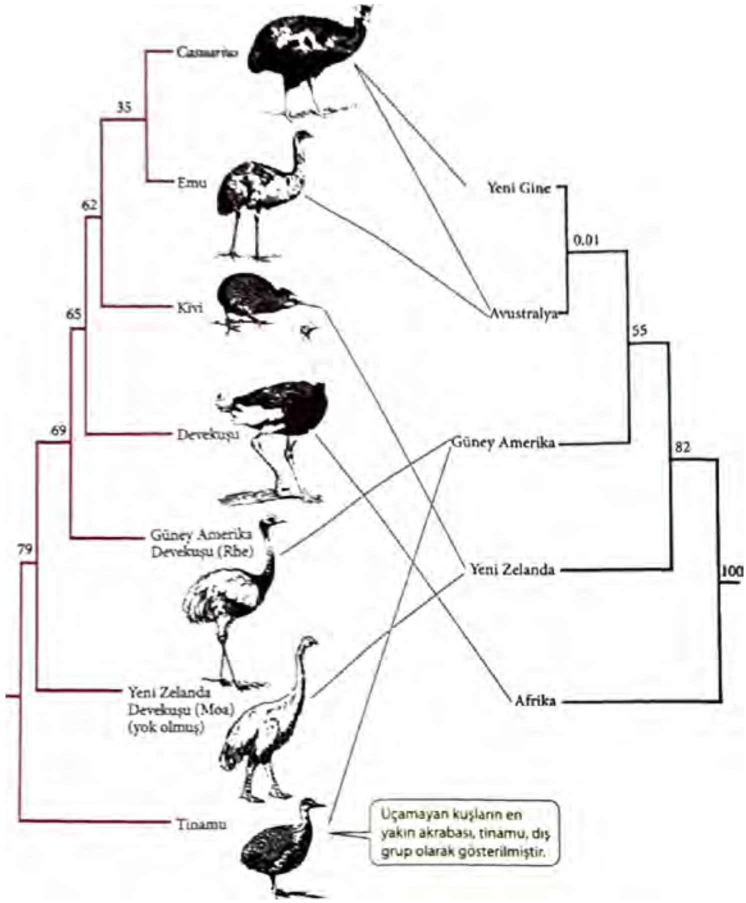


Şekil 6.11 (A) Madagaskar panter bukalemunu, *Chamaeleo pardalis*, fırlatılabilir diliyle böcekleri avlar. (B) Bazı bukalemun türlerinin Afrika (A), Hindistan (H), Madagaskar (M) ve Hint Okyanusu'ndaki Seyşel Adaları (SA)'ndaki coğrafi dağılımlarını gösteren filogenisi. Bu alanlar üzerindeki filogenetik dağılım, alanların birbirinden ayrılma sırasından farklıdır (bkz Şekil 6.10B). Bu yüzden, bukalemunların coğrafi dağılımı, Gondwana'nın parçalanması sonucu toplumların ayrılmasıyla (toplumsal yalıtımla) değil, en iyi Madagaskar'dan yayılmalarıyla açıklanır. (A © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc.; B, Raxworthy vd. 2002.)

Uçamayan kuşlar, Gondwana'nın parçalanması sonucu toplumların ayrılması (toplumsal yalıtım) hipotezini destekler, ancak sadece bir noktaya kadar (Haddrath ve Baker 2001). Çoğu çok büyük olan bu kuşlar, çok eski bir atadan köken alır ve tinamularla (=Tinamidae) birlikte bütün diğer yaşayan kuşların kardeş grubudur. Bu kuşlar, sadece günümüzde var olan devekuşları ve yakın akrabalarını değil, yerliler tarafından ortadan kaldırılan Yeni Zelanda devekuşlarını da içerir. Bugün Yeni Zelanda devekuşlarından geriye sadece DNA elde edilebilen kemikleri kalmıştır. Uçamayan kuşlar, Gondwana'nın parçalanması sonucu toplumların ayrılması (toplumsal yalıtım) hipotezini destekleyen başlıca gruptur. Çünkü coğrafi dağılımları Gondwana kara parçasındadır ve içinde bulundukları monofiletik grup çok yaşlıdır. Gerçekten mitokondriyal genomun tam dizileri kullanılarak yapılan filogenetik bir çalışma, Yeni Zelanda devekuşlarının ilk kez yaklaşık 79 milyon yıl önce farklılaştığını destekleyen kanıtları sunmuştur. Bu durum, Yeni Zelanda'nın Gondwana kara parçasından daha önce (82 milyon yıl önce) ayrılmasıyla uyumludur (Şekil 6.13). Güney Amerika ve Avustralya uçamayan kuşları arasında yaklaşık 69 milyon önce gerçekleşen sonraki farklılaşma, Avustralya'nın Güney Amerika ve Antarktika'dan daha sonra (55–65 milyon yıl önce) ayrılmasıyla uyumludur. Ancak, devekuşları (65 milyon yıl önce) ve kivilerin (62 milyon yıl önce) farklılaşması, Afrika ve Yeni Zelanda'nın Gondwana kara parçasından ayrılmasından (Afrika, 100 milyon yıl önce ve Yeni Zelanda, 82 milyon yıl önce) çok daha sonradır. Bu kuşlar, yayılımın bir çeşidini kullanmış gibi görünmektedir.



Şekil 6.12 Cichlidae ailesinin coğrafi dağılım alanı üzerine haritalanan filogenisi (mavi ağaç). Kutular, monofiletik grupların birbirlerinden ayrılma zamanlarını gösterir. Bu zamanlar, DNA dizi farklılıklarından kestirilir. Bu monofiletik grupların birbirlerinden ayrılma tarihleri, kara parçalarının birbirlerinden ayrılma tarihlerinden daha yenidir (çift başlı oklar). (Vences vd. 2001.)

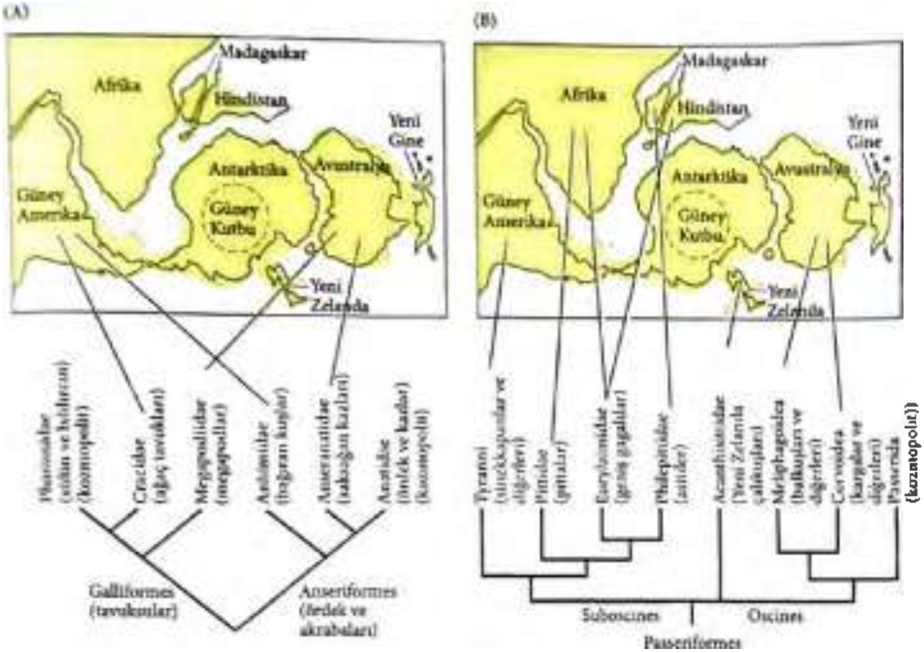


Şekil 6.13 Uçamayan kuşların moleküler filogenisinin (solda) yaşadıkları bölgelerin birbirinden ayrılma tarihleriyle (sağda) karşılaştırılması. Çizgiler, kuşları yaşadıkları bölgelerle eşleştirir. Her daldaki hesaplanan tarihler, milyon yıldır. Kivi ve devekuşu hariç, dallanma sırası ve tarihleri, Gondwana kara parçasından kıtaların ayrılma sırasıyla uyumludur. Kivi ve tinamu, diğer türlerden çok daha küçüktür ve aynı ölçekte çizilmemiştir. (Van Tyne ve Berger 1959; Haddath ve Baker 2001.)

Kuşların filogenisindeki en temel bazı dallar, Gondwana kara parçası kökenli olmaları ve bu kara parçasının parçalanması sonucu toplumlarının ayrılmış olmasıyla uyumludur (Joel Cracraft 2001). DNA dizi farklılaşması, sadece birkaç takımın taşılları geç Kretaseden önce bulunmasına rağmen, kuş takımlarının çoğunun Gondwana'nın parçalanmasından etkilenecek kadar yaşlı olduğunu kuvvetle ileri sürer. Birkaç takımın filogenisi, Gondwana kara parçasında köken aldıklarını gösterir. Örneğin, hem tavuksu kuşların (Galliformes) hem de ördek takımının (Anseriformes) temel soy hatları, Güney Amerika ve Avustralya arasında paylaşılır (Şekil 6.14A). Ötücü kuşlar takımının (Passeriformes) temel soy hatlarının neredeyse hepsi, aynı şekilde Gondwana kara parçasından ayrılan kıtalar arasında dağılır (Şekil 6.14B).

Bölgesel yaşam varlıklarının (biyotaların) bileşimi

Herhangi bir bölgenin yaşam varlığının taksonomik bileşimi, bazıları çok eski, bazıları ise daha yeni olan farklı olayların bir sonucudur. Belirli taksonlar, **"allokton"dur**; yani başka bir bölgede köken almışlardır. Diğer taksonlar ise, **"otokton"dur**; yani



Şekil 6.14 Üç kuş takımının ana soy hatlarının kara parçalarıyla ilişkilerini gösteren filogenisi. Bu kara parçaları, günümüzdeki Güney Kutbu üzerine erken Kretasede konumlandıkları şekilde çizilmiştir. Mevcut kıta sınırları, siyah çizgilerle gösterilir. Yeşil renkle gösterilen kenar alanlar, Kretase sırasında deniz seviyesi üzerinde konumlanmıştır. (A) Galliformes ve Anseriformes takımları, birlikte kuşların en yaşlı monofiletik gruplarından birini oluşturur. Her takımın temel soy hatları, hem Güney Amerika (ağaç tavukları, bağıran kuşlar) hem de Avustralya'da (megapodlar, saksağan kazları) bulunur. Oysa her takımın daha türemiş bir soy hattı (Phasianidae; Anatidae), kozmopolit bir dağılıma sahiptir. (B) Passeriformes takımı (tüneyen veya ötücü kuşlar), başlıca 3 monofiletik gruba sahiptir: ses çıkarma organları daha az gelişmiş ötücü kuşlar (=suboscines), Yeni Zelanda çalıkuşları ve ses çıkarma organları daha gelişmiş ötücü kuşlar (=oscines). Bu monofiletik grupların hepsi, güney kıtalarında yaşayan temel soy hatlarına sahiptir ve Gondwana kara parçasında köken almış gibi görünmektedir. Kozmopolit Passerida'nın birçok ailesi arasındaki ilişkiler, Gondwana'nın bir bölgesinde köken alıp almadıklarını belirlemeye yetecek kadar iyi bilinmemektedir. (Cracraft 2001.)

bulundukları bölge içinde evrimleşmişlerdir. Örneğin, Güney Amerika'nın yaşam varlığı, (1) Gondwana yaşam varlığının kalıntısı olan ve güneydeki diğer kıtalarla paylaşılan bazı otokton taksonlara (örneğin, akciğerli balıklar, Güney Amerika devekuşları), (2) Güney Amerika kıta kaymalarıyla yalıtıldıktan sonra Tersiyer sırasında allokton atalardan çeşitlenen gruplara (örneğin, Yeni Dünya maymunları, kobaylar ve akraba kemirgenler), (3) Pleistosen sırasında Kuzey Amerika'dan gelen bazı allokton türlere (örneğin, ayrıca Kuzey Amerika'da bulunan dağ aslanı, *Panthera concolor*) ve (4) geçmişte Güney Amerika'ya yerleşen birkaç türe (örneğin, görünüşe göre 1930'larda Afrika'dan gelen sığır balıkçılı, *Bubulcus ibis*; bkz. Şekil 6.6) sahiptir.

Filocoğrafya

Filocoğrafya, özellikle tür içinde ve yakın akraba türler arasında gen soy hatlarının coğrafi dağılımından sorumlu süreçlerin tanımlanması ve analizidir (Avise 2000). Bu süreçler, canlıların genlerin dağılmasından sorumlu yayılımını içerir. Böylece, filocoğrafya, türlerin geçmişteki hareketlerini ve bugünkü coğrafi dağılımlarına na-

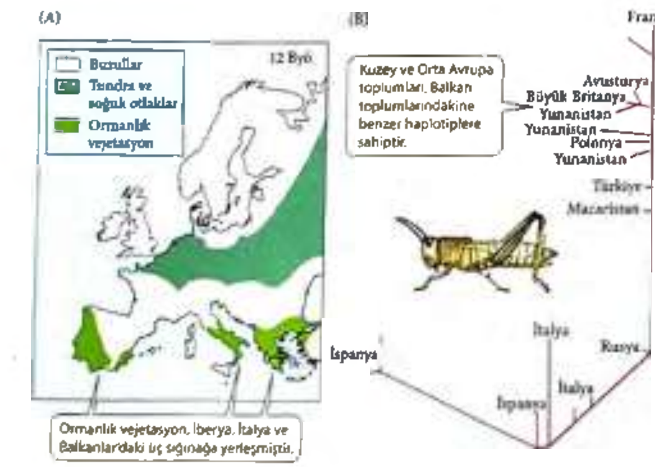
sıl ulaştıklarını anlamamızı sağlar. Filocoğrafya, daha çok tür içinde farklı genlerin filogenetik analizine, yani gen soy ağaçlarını çıkarsamaya dayanır (bkz. Bölüm 2).

Örneğin, kuzeydeki birçok tür, Pleistosen buzul dönemleri sırasında bugünkü coğrafi dağılımlarının çok daha güneyinde bulunmuştur ve buzullar geri çekildikten sonra kuzeye doğru hareket etmiştir (bkz. Bölüm 5). Taşıllar, özellikle taşıl polenler, bu olayların nerede gerçekleştiği konusunda bazı kanıtlar sağlar, ancak kayıtlar eksiktir. Ayrıca, farklı türlerin farklı buzul sığınaklarında bulunduğunu ve farklı hareket yollarını izlediğini biliyoruz. Birçok tür, hareket yolları konusunda bilgi veren taşıl kalıntıları bırakmamıştır. Ancak, filocoğrafi analizler, bu yolları anlamamıza yardım edebilir (Taberlet vd. 1998; Hewitt 2000).

Taşıl polenler, Avrupa'nın kışın yapraklarını döken vejetasyonu için son buzul dönemindeki sığınakların, İberya (İspanya ve Portekiz), İtalya ve Balkanlar'da bulunduğunu gösterir (Şekil 6.15A). Ayrıca, buzullar çekildiği zaman, bu vejetasyonun çok hızlı olarak Balkanlar'dan yayıldığını ortaya koyar. Avrupa boyunca örneklenen kısa antenli bir çekirge türü, *Chorthippus parallelus*, İberya ve İtalya'da tekdüze haplotiplere sahiptir. Oysa orta ve kuzey Avrupa'da bulunan haplotipler, Balkanlar'da bulunan haplotiplerle ilişkilidir (Şekil 6.15B). Bu yüzden, bu herbivor böceğin, coğrafi dağılımını başlıca Balkanlar'dan başlayarak genişlettiği, ancak İberya'dan Pireneleri ve İtalya'dan Alpleri geçemediği sonucuna varabiliriz (Şekil 6.15C). Aksine, kirpilerle (*Erinaceus europaeus* ve *E. concolor*) yapılan benzer bir analiz, bu böcekçil memelilerin bu üç sığınaktan (İberya, İtalya ve Balkanlar) kuzey Avrupa'ya dağıldığını göstermiştir.

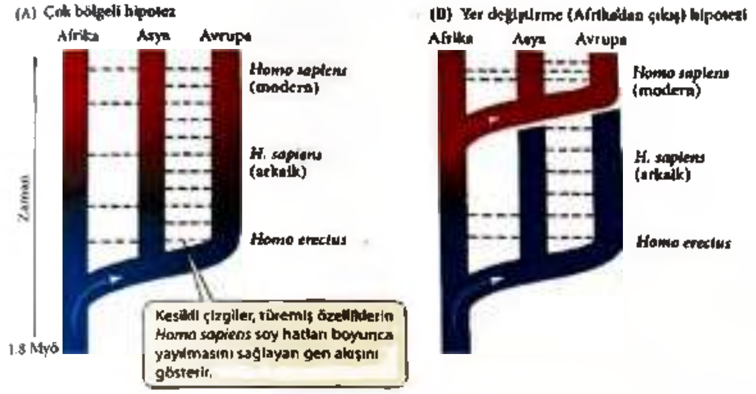
Filocoğrafya, aynı zamanda kendi türümüzün coğrafi dağılımına uygulanmıştır. Bölüm 4'te *Homo erectus*'un yaklaşık 1 milyon yıl öncesine kadar Afrika ve Asya boyunca dağıldığını ve yaklaşık 300.000 yıl öncesine kadar "arkaik *Homo sapiens*"e evrimleştiğini gördük. Bu çok eski toplumların bugünün farklı insan toplumlarıyla nasıl ilişkili olduğu tartışmalı bir sorudur (Relethford 2001; Klein ve Takahata 2002; Templeton 2002).

ÇOK BÖLGELİ HİPOTEZİ savunanlar, taşıl örneklerin morfolojisine dayanarak, Afrika, Avrupa ve Asya'da bulunan arkaik *sapiens* toplumlarının modern *sapiens*'e evrimleştiğini kabul eder. Bu süreçte gen akışı, farklı toplumlarda modern özelliklerin yayılmasını sağlamıştır (Şekil 6.16A). Bu hipoteze göre, modern Afrikalı, Av-





Şekil 6.15 Kısa antenli bir çekirge türünün, *Chorthippus parallelus*, buzul sığınaklardan Avrupa'ya tekrar yayılması. Bu yayılma, genetik çeşitlilik örüntülerinden çıkarsanmıştır. (A) Son buzulun en yüksek olduğu sırada Avrupa (yaklaşık 12 bin yıl önce, Byö). (B) Günümüzdeki kısa antenli çekirge toplumları arasındaki genetik ilişkiler. Bir çizginin uzunluğu, hem haplotipler arasındaki mutasyon kaynaklı farklılıkların sayısını hem de toplumlar arasındaki bu haplotiplerin oranlarında görülen farklılığı gösterir. (C) Oklar, buzullar çekildikten sonra *Chorthippus parallelus*'un çıkarsanan yayılmasını gösterir. (A, Taberlet vd. 1998; B, Cooper vd. 1995; C, Hewitt 2000.)

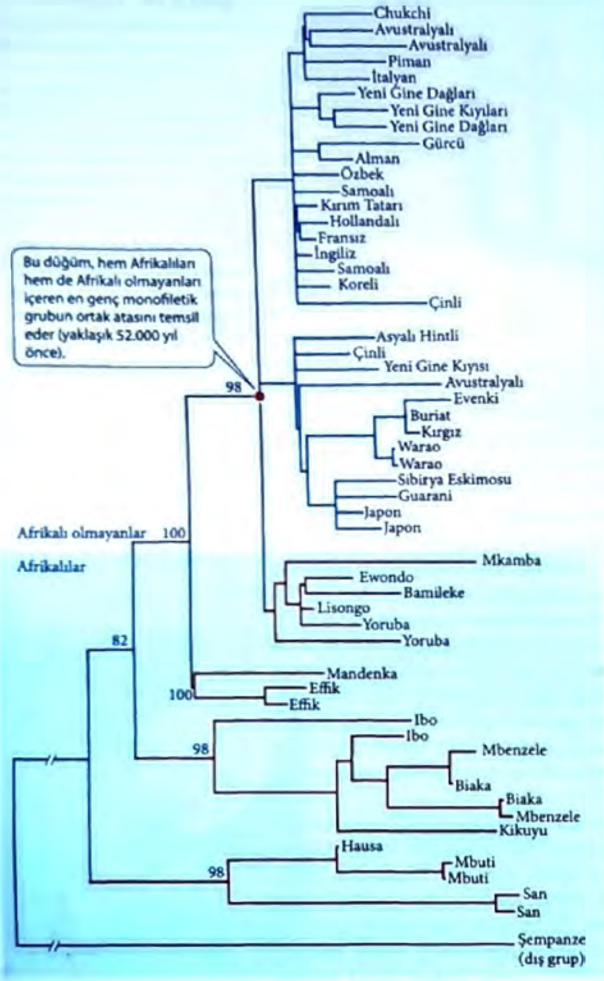


Şekil 6.16 Modern insanların kökeni hakkında iki hipotez. (A) Çok bölgeli hipotez, *Homo erectus*'un Afrika'dan Asya ve Avrupa'ya tek bir dalgada yayıldığını ve günümüze kadar soylarının devam ettiğini öne sürer. (B) Yer değiştirme hipotezi, *H. erectus* toplumlarının arkaik *sapiens*'lere evrimleştiğini, ancak modern *sapiens*'ler ikinci bir yayılma dalgasıyla Afrika dışına çıktığı zaman, arkaik *sapiens*'lerin Asya ve Avrupa toplumlarının yok olduğunu ileri sürer.

rupalı ve Asyalılar arasında genetik farklılıklar olmalıdır. Bu genetik farklılıklar da, yaklaşık 1 milyon yıl önce *erectus* ve arkaik *sapiens* toplumları arasında oluşan genetik farklılıklara kadar izlenebilmelidir. Aksine, YER DEĞİŞTİRME HİPOTEZİ veya AFRİKA'DAN ÇIKIŞ HİPOTEZİ, arkaik *sapiens*'ler Afrika'dan Asya ve Avrupa'ya yayıldıktan sonra, Afrika'da arkaik *sapiens*'lerden evrimleşen modern *sapiens*'lerin bütün dünyaya yayıldığını ve onlarla önemli derecede melezlenmeden arkaik *sapiens* toplumlarının yerine geçtiğini kabul eder (Şekil 6.16B). Yani, Afrika'da arkaik *sapiens*'lerden evrimleşen modern *sapiens*'ler, arkaik *sapiens*'lerin Avrasya toplumlarından üreme açısından yalıtılmıştır. Bu yüzden, modern *sapiens*'ler, farklı bir biyolojik türdür. Bu hipoteze göre, rekabet yüzünden çoğu arkaik *sapiens* toplumu yok olmuştur ve modern toplumlardaki çoğu gen, Afrika'dan yayılan toplumlardaki genlerin soyundan gelir.

Halen bazı tartışmalara maruz kalmasına rağmen (Templeton 2002), birçok genetik çalışma yer değiştirme hipotezini destekler (Nei 1995; Jorde vd. 1998; Underhill vd. 2001). Bu tür ilk çalışmalar, mitokondriyal DNA (mtDNA)'daki dizi çeşitliliğini kullanmıştır (Cann vd. 1987; Vigilant vd. 1991). mtDNA ile yapılan daha kapsamlı bir çalışma, farklı coğrafi kaynaklardan 53 insanın tam mitokondriyal dizisini bir şempanzeyi dış grup seçerek kullanmıştır (Ingman vd. 2000). Filogenetik analiz, gen ağacının, Afrikalıların haplotiplerini içeren birkaç bazal monofiletik grup ve birkaç Afrikalının haplotipi ile Afrika dışındaki bütün toplumları içeren bir türemiş monofiletik gruptan oluştuğunu göstermiştir (Şekil 6.17). Ayrıca, Afrikalı olmayanların haplotipleri, nükleotid dizisi açısından Afrikalıların haplotiplerinden daha az değişkendir. Bu gözlemler, yer değiştirme hipotezini kuvvetle destekler. Eğer çok bölgeli hipotezin söylediği gibi, bazı modern Asya toplumları, yerli arkaik *Homo sapiens* toplumlarının (ve yerli *H. erectus*'ların) soyundan gelmiş ve böylece 1 milyon yıl öncesine uzanan ayrı bir soya sahip olmuş olsaydı, modern Asyalıların bazı genlerinde bugün gözlenenden çok daha fazla mutasyon kaynaklı farklılık birikmesini beklerdik. Gerçekten Neandertal taşıllarından elde edilen mtDNA dizileri, modern insan dizilerinden önemli derecede farklıdır (Ovchinnikov vd. 2000). Bu yüzden, modern insanların, Afrika'daki arkaik *Homo sapiens*'lerden evrimleşmiş ve sonra yaklaşık 200,000–30,000 yıl önce dünyanın diğer yerlerinde arkaik *sapiens*'lerin yerine yerleşmiş olması olası görünmektedir (bkz. Bölüm 10; Klein 2003). Bu, çok önemli bir sonuçtur; çünkü insan toplumları arasında bulunan bu tür genetik farklılıkların son zamanlarda ortaya çıktığı ve insanların dünyanın her tarafında genetik olarak çok benzer olduğu anlamına gelir.

İnsan toplumları arasındaki genetik benzerlik ve farklılıklar, aynı zamanda daha sonraki hareketleri saptamak için kullanılmıştır. Örneğin, sadece erkeklerde bulunan Y kromozomu üzerindeki bir grup genin dizi çeşitliliği, bütün dünyada çalışılmıştır (Underhill vd. 2001). Toplumlar, hem farklı haplotiplerinin oranları

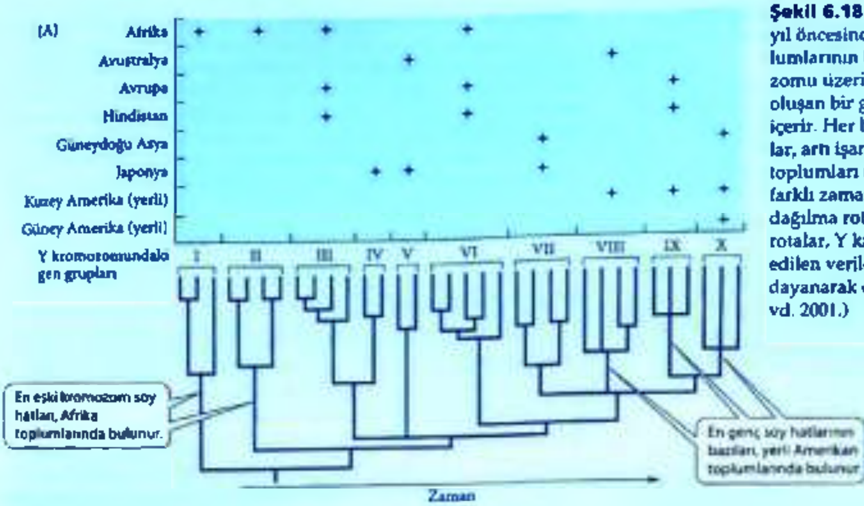


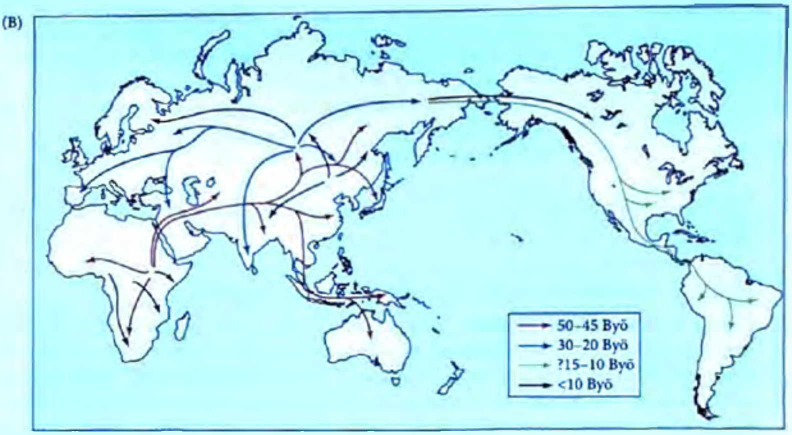
Şekil 6.17 Bütün dünyadaki insan toplumlarından örneklenen mitokondriyal genomların tam dizilerine dayanan bir gen ağacı. Afrikalıların haplotipleri (yeşil arka alan), insan türünün Afrika'da köken aldığı göz önünde tutulduğunda beklendiği gibi, filogenetik olarak temelde yer alır ve yüksek dizi çeşitliliği (dal uzunlukları tarafından temsil edilir) gösterir. Dünyanın geri kalanında yaşayan insanların haplotipleri (sarı arka alan), bu toplumların yakın bir zamanda küçük bir atasal toplumdan köken aldıkları göz önünde tutulduğunda beklendiği gibi, çok benzer haplotiplere sahip (kısa dallar tarafından temsil edilir) tek bir monofiletik grup oluşturur. Bazı toplumlar (örneğin, Avustralyalı), bir bireyden daha fazla bireyle temsil edilir. Sayılar, bootstrap değerlerini gösterir (bkz. Bölüm 2'deki Kutu B). (Ingman vd. 2000.)

hem de haplotip dizilerinin diğerlerinden ne kadar ayrı olduğu açısından farklıdır. Böyle verilerin yorumlanması, zaman içinde toplumlar arasında insanların hareketi, daha önce gelişmiş olabilecek genetik örüntüleri karartabileceği için zor olabilir. Bununla birlikte, Y kromozom haplotipleri gen soy ağacının temelinde konumlanan iki grup (Şekil 6.18A'daki grup I ve II), yer değiştirme hipotezini destekleyecek şekilde Afrika ile sınırlıdır. Afrika dışındaki toplumlar, gen ağacının diğer gruplarında bulunan haplotipler tarafından tanımlanır. Bu grupların her biri, bazı bölgelerde diğer bölgelerden daha yaygındır. Örneğin, grup V, yerli Avustralyalılarda bulunur. Bu Avustralyalıların ataları, yaklaşık 50,000 yıl önce diğer insanların Avrasya'ya yayılmasıyla hemen hemen aynı zamanda Avustralya'ya ulaşmıştır (Şekil 6.18B). Diğer haplotip grupları, Avrupa ve Sibirya dâhil Asya'nın farklı yerlerinde farklılaşmış ve bir bölgeden diğerine sonraki toplum hareketleriyle yayılmıştır. Sibirya toplumlarındaki haplotiplerin soyundan gelen grup X haplotipleri, hem Güney hem de Kuzey Amerika'daki yerli Amerikan toplumlarında yüksek bir sıklıkta bulunur. Kuzeydoğu Asya'daki birkaç toplum, muhtemelen 15,000–12,000 yıl öncesinden başlayarak farklı zamanlarda Kuzey Amerika'ya dağılmış olabilir (Santos vd. 1999). Y kromozomunun ileri sürdüğü tarih (bu kısa anlatımdan çok daha karmaşıktır), daha önce diğer genetik veri türlerinden elde edilmiş sonuçları destekler. Toplumlar arasındaki genetik ilişkiler, bir dereceye kadar dilbilimsel ilişkilere paraleldir. Bu, hem genlerin hem de dillerin ortak bir geçmişe sahip olduğunu ileri sürer (Cavalli-Sforza vd. 1994).

Biyocoğrafyaya Ekolojik Yaklaşımlar

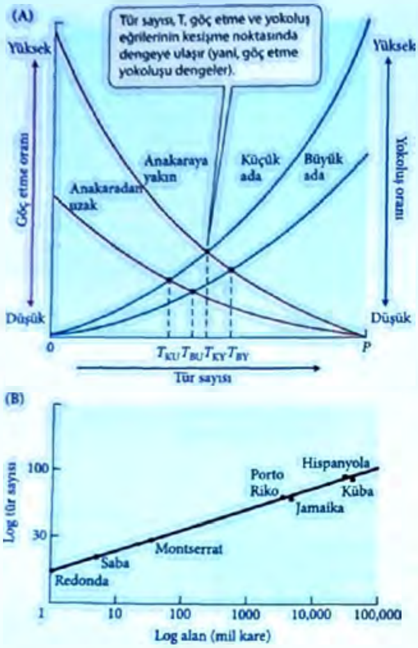
Sistematikçiler çoğu kez bir taksonun coğrafi dağılımının nedenlerini anlamak için ilk olarak evrimsel geçmişe bakarken, ekologlar şu an veya çok yakın geçmişte işleyen etkenlere bakma eğilimindedir. Tarihsel veya ekolojik bir perspektiften hangi-





Şekil 6.18 Yaklaşık 50.000–10.000 yıl öncesinden bu yana insan toplumlarının hareketi. (A) Y kromozomu üzerindeki gen gruplarından oluşan bir gen ağacı, 10 ana "grup" içerir. Her bölgeye özgü temel gruplar, artı işareti ile gösterilir. (B) İnsan toplumları için önerilen, geçmişte farklı zamanlarda gerçekleşmiş dağılma rotalarından bazıları. Bu rotalar, Y kromozomlarından elde edilen veriler gibi genetik verilere dayanarak çıkarsanmıştır. (Underhill vd. 2001.)

sinin en uygun olduğu, ortaya atılan belirli sorulara ve incelenen coğrafi dağılımların alansal ölçeğine bağlı olabilir. Örneğin, filogenetik tarihin, neden kaktüslerin sadece Amerika kıtalarına özgü olduğunu açıklaması olasıdır. Ancak, neden saguaro kaktüsünün (*Carnegiea gigantea*), Sonoran Çölü'nün belirli yerlerinde bulunduğunu açıklaması olası değildir. Bu yüzden, türün yağmur ve sıcaklığa toleransı veya muhtemelen rakiplerin, herbivorların veya patojenlerin etkileri gibi ekolojik etkenlere bakmak zorunda kalırız. Daha sonra, türün coğrafi dağılım alanının dengede olduğunu (yani, değişmediğini) varsayabiliriz. Alternatif olarak, türün halen buzul bir sığınaktan yayıldığı önerisinde olduğu gibi, DENGESİZLİK HİPOTEZİNİ göz önünde bulundurabiliriz. Bir türün coğrafi dağılım alanının sınırları, mevcut fizyolojik toleransının belirlediği kısa dönemli bir dengeye ulaşmış, ancak fizyolojik toleransı halen evrimleştiği için evrimsel bir dengeye ulaşmamış olabilir.



Şekil 6.19 (A) Ada biyocoğrafyası kuramı. Burada yeni türlerin göç etme ve yerleşik türlerin yokoluş oranlarının belirli bir zamanda bir adada yaşayan türlerin sayısı ile ilişkilerini gösteren grafik sunulmuştur. Göç etme ve yokoluş oranlarındaki farklılıklar, sırayla adaların anakaradan uzaklığına ve büyüklüğüne bağlıdır ve farklı sayılarda türle dengeye ulaşılmasına neden olur. (B) Batı Hint Adaları'nda yaşayan amfibi ve sürüngen türlerinin sayısının (log tür sayısı) ada büyüklüğü (log alan) ile ilişkisi. Büyük adalar, sürekli olarak daha fazla sayıda tür barındırır. (MacArthur ve Wilson 1967.)

Ada biyocoğrafyası kuramı

Ekolojik biyocoğrafyadaki başlıca konulardan biri, bölgeler veya habitatlar arasında tür çeşitliliğinde görülen değişkenliktir. Örneğin, bir adada yaşayan türlerin sayısını neler belirler? Adalar, genellikle kıta üzerinde bulunan aynı büyüklükteki alanlardan daha az türe sahiptir. Geleneksel dengesizlik hipotezi, kıta türlerinin çoğunun henüz adalara ulaşmadığını (ancak zamanı gelince muhtemelen ulaşacağını) söylemiştir.

Robert MacArthur ve Edward O. Wilson (1967), bunun yerine denge hipotezini ileri sürmüştür (Şekil 6.19A). Bir adada yaşayan türlerin sayısı, yeni yerleşen türlerle artarken, yok olan türlerle azalır. Yeni yerleşen türlerin oranı, yok olan türlerin oranını geçtiği sürece tür sayısı artar. Ancak, bu oranlar eşit olduğu zaman, tür sayısı artık değişmez ve dengeye ulaşır. MacArthur ve Wilson, küçük toplumların yok olması daha olası olduğu için, küçük adalarda yokoluş oranının daha büyük olduğunu ileri sürmüştür. Ada biyocoğrafyası kuramı, ada büyüklüğü ile yerli türlerin sayısı arasındaki ilişkiyi açıklar gibi görünmektedir (Şekil 6.19B).

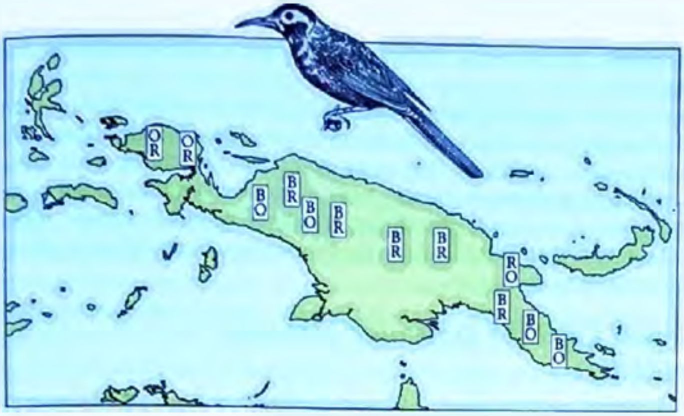
Ekolojik birliklerde (komünitelerde) yapı ve çeşitlilik

Ekologlar, birçok birlikte (komünitede) tür sayısının dengede olup olmadığını tartışır. Kararlı bir birlik yapısına neden olduğu varsayılan başlıca etken, türler arasındaki etkileşimler, özellikle de çekişmedir. Çekişme kaynak kullanımları çok benzer olan türlerin bir arada bulunmasını engelleme eğiliminde olmalıdır. Bu durum, kaynakları uyumlu yöntemlerle paylaşan uygun sayıda aynı yurtlu (simpatrik) türle sonuçlanabilir. Gereksinimleri çok benzer olan yakın akraba türler, karşılıklı olarak farklı coğrafi dağılımlara sahip olabilir. Örneğin, Yeni Gine dağlarında nektarla beslenen balkuşlarının üç türü bulunur. Ancak, her dağlık alan, sadece iki tür barındırır. Bu iki tür de, karşılıklı olarak farklı yüksekliklerde dağılım gösterir. Bir dağlık alanda bu üç türden hangisinin bulunmadığı şansa bağlı gibi görünmektedir (Şekil 6.20).

Birlik (komünite) benzeşmesi

Ayrı ayrı taksonların benzeştirici (konvergent) evrimi ile ilgili birçok örnek bilinir. Örneğin, çöl bitkileri, dünyanın birçok yerinde benzer morfolojik özelliklere sahip olacak şekilde birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir (bkz. Şekil 6.1). Birkaç kuş grubu, uzun, narin bir gaga gibi nektarla beslenmeleri için uygun olan özellikleri birbirinden bağımsız olarak kazanmıştır (bkz. Şekil 3.8). Bu bireysel örnekler, bütün birliklerle ilgili daha büyük bir benzeşme örüntüsünün bir parçası mıdır? İki bölge benzer habitat ve kaynaklar sunuyorsa, bu iki bölgedeki türler, bu habitat ve kaynakları aynı şekilde kullanacak ve paylaşacak şekilde mi evrimleşecektir? Eğer öyleyse, bu durum birliklerin evrimsel bir dengeye ulaştığını ileri sürer.

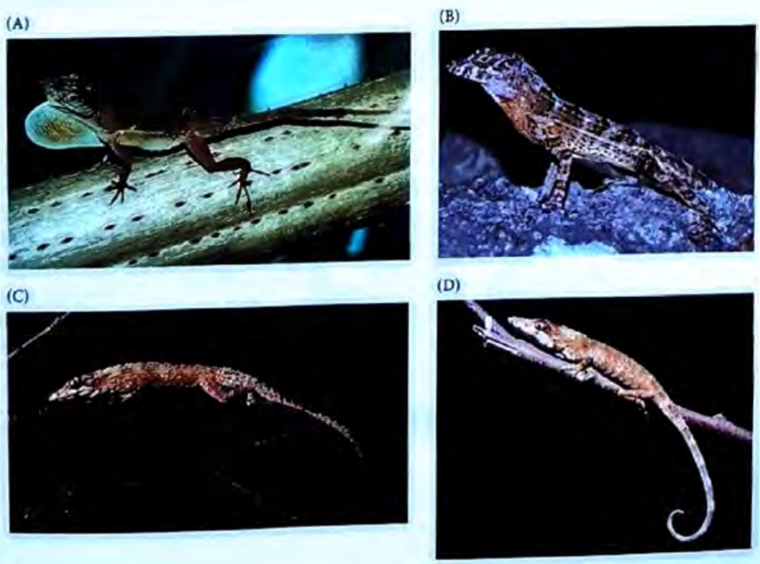
Birlik seviyesindeki yakınsamanın ilginç bir örneği, Batı Hint Adaları'nda yaşayan *Anolis* cinsinde (Iguanidae ailesinde olan bir kertenkele cinsi) tanımlanmıştır (Williams 1972; Losos 1990, 1992; Losos vd. 1998). Bu kertenkeleler, böcekçil ve genellikle ağaçlarda yaşayan Neotropikal kertenkelelerinin türce zengin bir gru-



Şekil 6.20 Türlerin birbirleriyle gelişigüzel yer değiştirmesini gösteren coğrafi dağılımları. O, R ve B harfleriyle gösterilen balkuşlarının (*Melidectes*) üç türü, Yeni Gine'nin farklı dağlık alanlarında çiftler halinde dağılır. Çiftler halinde bulunan türler, üst üste konulmuş harflerin gösterdiği gibi, karşılıklı olarak farklı yüksekliklerde dağılım gösterir. Üç tür, herhangi bir dağlık alanda bir arada bulunmaz. (Diamond 1975.)

budur (Şekil 6.21). Farklı türlerin besin için çekiştiği bilinir. Bu çekişme, bu cinsin birliklerinin yapısını etkilemiştir. Küçük Antiller'deki her küçük ada, ya bir ya da iki tür barındırır. Bu küçük adalarda yalnız bulunan türler, genellikle orta büyüklüktedir. Oysa büyük adalar, bir arada bulunabilen bir küçük ve bir büyük tür barındırır. Çünkü bu türler, hem farklı büyüklükteki böceklerle beslenir hem de farklı mikrohabitatlarda bulunur. Farklı adaların küçük türleri ve büyük türleri, iki ayrı monofiletik grup oluşturur. Bu yüzden, her ada, biri küçük ve diğeri büyük türlerden oluşan iki ayrı monofiletik gruptan gelen bir tür çiftinden oluşuyor görüntüsü vermektedir.

Büyük Antiller'deki adalar (Küba, Hispanyola, Jamaika, Porto Riko), çok sayıda tür barındırır. *Anolis* kertenkeleleri, ağaçların üst kısımları, sürgünleri ve gövdeleri gibi belirli mikrohabitatlarda bulunur. Bu mikrohabitatlar, her adada yaşayan farklı türler tarafından doldurulur. Farklı mikrohabitatların kertenkeleleri (EKOMORF olarak adlandırılır), benzer uyumsal morfolojilere sahiptir (bkz. Şekil 6.21). Bu ekomorflar, her bir adada yaşayan türler monofiletik bir grup oluşturacak şekilde defalarca evrimleşmiştir. Bu monofiletik gruplar, diğer adalarda yaşayan türlere



Şekil 6.21 Batı Hint Adaları'nda yaşayan *Anolis* kertenkelelerinin benzeşen morfolojileri veya "ekomorfları". (A) Jamaika'dan *Anolis lineatopus*. (B) Hispanyola'dan *A. strahmi*. Her iki tür, bağımsız olarak evrimleşen iri kafa ve gövdeye, uzun arka ayaklara ve kısa kuyruğa sahiptir. Bu özellikler, bu iki türün ağaç gövdelerinin aşağısında ve yerde yaşamasıyla ilişkilidir. (C) Jamaika'dan *Anolis valencienni*. (D) Hispanyola'dan *A. insolitus*. İnce dallarda yaşayan bu iki tür, bağımsız olarak evrimleşen daha silindirik bir kafa ve gövdeye, daha kısa bacaklara ve uzun kuyruğa sahiptir. (Fotoğraflar, K. DeQueiroz ve R. Glor, J. Losos'un izniyle.)

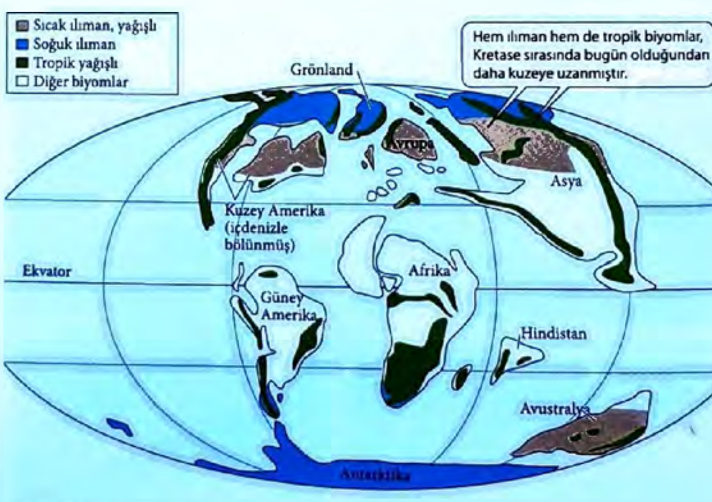
ekolojik ve morfolojik olarak benzer türleri verecek şekilde uyarlanımsal yayılım göstermektedir.

Benzer birlik yapısı ve çeşitliliğinin evrimi ile ilgili böyle uç örnekler, mevcut olan bütün "niş"ler veya kaynakları paylaşma yolları türler tarafından kullanıldığı zaman, tam bir dengeye ulaşıldığını ileri sürer. Ancak, bütün birlikler, tür sayısı açısından doymuş gibi görünmemektedir. *Anolis* kertenkelelerinin sunduğu gibi bir istikrarlı birlik yapısı ender olabilir. Bununla birlikte, bu tür durumlar, türler arasındaki etkileşimlerle ilgili temel ilkelerin hem evrim hem de ekolojiye belirli bir öngörü kazandırabildiğini ileri sürer.

Günümüzdeki Çeşitlilik Desenleri Üzerine Geçmişin Etkileri

Tür sayısındaki coğrafi çeşitlilik nasıl açıklanır? Çekişme ve diğer güncel ekolojik süreçler açıkça belirli bir rol oynamalarına karşın, uzun dönemli evrimsel olaylar da günümüzdeki çeşitlilik örüntülerini etkilemiştir (Ricklefs ve Schluter 1993). Kuzey ılıman kuşaktaki ağaçların tür çeşitliliği, çarpıcı bir örnek sunar (Latham ve Ricklefs 1993). Nemli ılıman kuşak ormanları, esas olarak Avrupa, doğu Kuzey Amerika ve doğu Asya'da bulunur. Bu bölgelerdeki ağaç tür sayılarının birbirine oranı, 1:2:6'dır. Asya, en çok tür sayısına sahiptir. Yüksek taksonomik seviyelerde görülen çeşitlilik, tür çeşitliliğinde görülen bu farklılıklara paraleldir. Avrupa veya Amerika'ya göre Asya'da yaşayan taksonların daha büyük bir kısmı tropik gruplara aittir. Bu farklılıklar, günümüzdeki iklim örüntüleriyle ilişkili değildir.

Dünya, Senozoyik zamanın yaklaşık ilk 40 milyon yılı boyunca, bugün olduğundan daha sıcak olmuştur. Ormanlar, kuzey Amerika ve Avrasya boyunca yayılmıştır. Birçok cins, bugün sahip olduklarından daha geniş coğrafi dağılımlara sahip olmuştur. Kuzey Amerika'nın ılıman bitki varlığı (florası), tropikal Amerika'nın bitki varlığından geniş bir deniz yoluyla ayrılmıştır. Avrupa'nın ılıman bitki varlığı, Afrika bitki varlığından kopmuştur. Ancak, kuzey Asya bitki varlığı, bugün olduğu gibi Sibirya'dan Malay Yarımadası'na doğru derece derece yerini tropikal bitki varlığına bırakmıştır (Şekil 6.22). Bu yüzden, Asya'nın tropik soy hatları



Şekil 6.22 Kretasenin sonunda sıcak ılıman, soğuk ılıman ve yağışlı tropik biyomların (vejetasyon tiplerinin) dağılımı. Yağışlı tropik vejetasyondan oluşan bir koridor, doğu Asya'da ana tropik alanlardan ayrılmış Avrupa veya doğu Kuzey Amerika'da olduğundan çok daha güneye uzanmıştır. (Latham ve Ricklefs 1993)

için daha ılıman iklimlere yayılma ve uyum sağlama fırsatı daha büyük olmuştur. Muhtemelen bu yüzden, doğu Asya, Tersiyerde hem Avrupa hem de doğu Kuzey Amerika'dan daha fazla sayıda ağaç cinsine sahip olmuştur.

Geç Tersiyer ve Kuvaternerde küresel soğuma, Avrupa ve doğu Kuzey Amerika'da Asya'dan daha güneye uzanan Pleistosen buzullaşmalarıyla sonuçlanmıştır. Bu buzullaşmalar, Kuzey Amerika ve özellikle güneye doğru hareketleri Alpler, Akdeniz ve çöller tarafından engellenen Avrupa bitki varlığını tahrip etmiştir. Bununla birlikte, tropik Asya'ya uzanan sürekli koridorlar, Asya bitki varlığı için sığınaklar sağlamıştır. Avrupa ve Kuzey Amerika'da Asya'ya göre çok daha fazla cins yok olmuştur. Bu yüzden, bugün bu bölgeler arasında çeşitlilikte görülen farklılıklara, iki etken neden olmuş gibi görünmektedir: yayılım, uyarlanma ve çeşitlenme için elverişli durumlarda görülen farklılıkların uzun Senozoyik geçmişi ve ayrı yokoluşların yakın geçmişi.

Özet

1. Canlıların coğrafi dağılımları, Darwin ve Wallace'a evrimin gerçekliğine yönelik sahip oldukları en güçlü kanıtların bazılarını sağlamıştır.
2. Biyocoğrafya (canlıların coğrafi dağılımlarının çalışılması), hem tarihsel hem de ekolojik bileşenlere sahiptir. Belirli coğrafi dağılımlar, uzun vadeli evrimsel tarihin sonucudur. Diğerleri ise, günümüzdeki ekolojik etkenlerin sonucudur.
3. Yüksek bir taksonun coğrafi dağılımını etkileyen tarihsel süreçler, yokoluş, yayılım ve toplumsal yalıtımı (bir engelin ortaya çıkması sonucu sürekli bir coğrafi dağılımın parçalanması) içerir. Bu süreçleri, çevresel değişiklik, uyum ve türleşme etkileyebilir veya bu süreçlere, bu etkenler eşlik edebilir.
4. Yayılım veya toplumsal yalıtımın geçmişi, çoğu kez filogenetik verilerden çıkarsanabilir. Farklı alanlarda yaşayan türler arasındaki filogenetik ilişkiler örüntüsü birçok takson için yinelendiği zaman, ortak bir toplumsal yalıtım geçmişinden söz edilebilir.
5. Parçalı coğrafi dağılımlar, bazı durumlarda toplumsal yalıtıma, diğer durumlarda ise yayılıma yorulabilir.
6. Tür içindeki genetik örüntüler, özellikle de farklı coğrafi toplumları tanımlayan genler arasındaki filogenetik ilişkiler, bir türün coğrafi dağılımında geçmişte gerçekleşen değişiklikler hakkında bilgi sağlayabilir.
7. Bir türün belirli bir bölgedeki coğrafi dağılımı, hem çevrenin abiyotik yönlerini hem de rakipler ve avcılar gibi biyotik özellikleri içeren ekolojik etkenlerden etkilenir.
8. Belirli bir bölgedeki tür çeşitliliği, bir denge durumunda olabilir ya da olmayabilir. Türler arası etkileşimler, özellikle çekişme, tür çeşitliliğini sınırlayabilir ve benzer yapıya sahip farklı birliklerle sonuçlanabilir. Bazı durumlarda, tür grupları, kaynakları benzer usullerde paylaşacak şekilde birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir.
9. Belirli bir bölgede yaşayan bir yüksek taksonun tür çeşitliliği, çoğu kez hem bugünkü ekolojik etkenlerin hem de uzun vadeli evrimsel etkenlerin bir sonucudur.

Terimler ve Kavramlar

allokton
biyocoğrafi bölge
biyocoğrafya (bitki ve hayvan coğrafyası)
ekolojik biyocoğrafya
endemik
filocoğrafya
otokton
parçalı dağılım
tarihsel biyocoğrafya
toplumsal yalıtım (vikaryans)
yayılım (dispersal)

İleri Okuma Önerileri

J. H. Brown ve M. V. Lomolino, *Biogeography* (Second Ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA., 1998). Bu kitap, biyocoğrafya ile ilgili kapsamlı bir ders kitabıdır. C. B. Cox ve P. D. Moore, *Biogeography: An ecological and evolutionary approach* (Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1993). Bu kitap, daha kısa bir ders kitabıdır.

Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives (University of Chicago Press, Chigaco, 1993). R. E. Ricklefs ve D. Schluter, bu kitabın editörleridir. Bu kitap, birçok yazarın tür çeşitliliğini anlamak için hem ekolojik hem de tarihsel yaklaşımı kullanan makalelerinden oluşmuştur.

Filocoğrafya, J. C. Avise'ın *Phylogeography* (Harvard University Press, Cambridge, Mass., 2000) isimli kitabında kapsamlı olarak anlatılmıştır. İnsan filocoğrafyası, J. Klein ve N. Takahata'nın *Where do we come from? The molecular evidence for human descent* (Springer–Verlag, New York, 2002) isimli kitabında ele alınmıştır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Son zamanlara kadar bitki ailesi Dipterocarpaceae'nin, ekolojik olarak baskın birçok ağaç türünü barındıran tropik Asya'ya özgü olduğu düşünülmüştür. Ancak, yakınlarda bu aileden yeni bir tür, Güney Amerika'nın kuzeyinde, Kolombiya'nın yağmur ormanlarında bulunmuştur. Hangi hipotezler, bu türün Güney Amerika'daki varlığını açıklayabilir ve bu hipotezleri, nasıl test edersiniz?
2. Metinde tanımlandığı gibi, Cichlidae filogenisindeki en derin ayrılma, 60 milyon yıl öncesinden daha yakın bir zamanda gerçekleşmiş gibi görünmektedir (bkz. Şekil 6.12). Cichlidae ailesinin en temel soy hattı, az sayıda bu ailenin diğer türlerini de barındıran Madagaskar ve Hindistan'a özgüdür. Bu ilkel grubun coğrafi dağılımı, eğer Gondwana'nın parçalanması sonucu toplumların ayrılmasından dolayı değilse, neden bu alanlarla sınırlıdır? Neden bu soy hattı, aynı zamanda Afrika veya Güney Amerika'da bulunmaz? Hipotezlerinizle ilgili kanıtlar, neler olabilir?
3. Haddrath ve Baker, uçamayan kuşların biyocoğrafyasıyla ilgili yaptıkları analizlerde devekuşları ve kivilerin coğrafi dağılımlarına, Gondwana kara parçasından ayrılan kıtalarda kalarak ulaşmadıklarını söylemiştir. Bu kuşların coğrafi dağılımlarını açıklayan alternatif hipotezler kurun, her hipotezi destekleyen ve reddeden kanıtları belirtin ve sonra analizlerinizi bu araştırmacıların analizleri ile karşılaştırın.
4. "Kladistik toplumsal yalıtım" ekolünü benimseyen bazı biyocoğrafyacılara göre (Humphries ve Parenti 1986), toplumsal yalıtım her zaman tercih edilen hipotez olmalı ve sadece gerekli olduğu zaman yayılıma başvurulmalıdır. Çünkü toplumsal yalıtım hipotezi, (eğer yanlışsa) yanlışlanabilir. Oysa yayılım, herhangi bir örüntüyü açıklayabilir ve bu yüzden yanlışlanamaz. Bu durumun avantaj ve dezavantajları nelerdir? (Bkz. Endler 1983.)
5. Bazı durumlarda, türlerin coğrafi dağılım alanlarının sınırları ötesindeki çevresel sıcaklıklarda fizyolojik olarak hayatta kalma yeteneğine sahip olmadıkları gösterilebilir. Bu tür gözlemler, soğuk bölgelerin sert fiziksel koşullarından dolayı düşük tür çeşitliliğine sahip olduğunu kanıtlar mı?
6. Bitkiler, kuşlar, memeliler ve diğer birçok taksonun tür çeşitliliği, tropik bölgelerden kutuplara doğru düşer. Hangi hipotezler, bu enlemsel değişimi açıklar? Bu hipotezleri destekleyen ve reddeden ne tür kanıtlar vardır? (Bkz. Willig vd. 2003.)

7 Biyoçeşitliliğin Evrimi



Modern biyoçeşitlilik. Yüzlerce türü barındıran tropik mercan kayalıkları, denizel çevrede tür sayısı bakımından en zengin denizel ortamdır. Burada Filipin mercan kayalıklarında, çok çeşitli mercanlar ve anemonlar (Cnidaria), tüylü krinoitler (Echinodermata) ve balıklar (Vertabrata) görülmektedir. (Photo © photolibrary.com

Biyolojik çeşitlilik ya da **biyoçeşitlilik**, biyolojide pek çok ilginç soruya yol açar. Niye primatlardan daha çok kemirgen türü, eğreltilerden çok çiçekli bitki türü vardır? Niye tropikler gibi bazı bölgeler, ılıman bölgelere kıyasla daha fazla tür sayısına sahiptir? Türlerin çeşitliliği evrimsel süreçte niçin değişmektedir? Çeşitlilik düzenli bir biçimde artmaya devam eder mi, yoksa üst sınırına ulaşmış mıdır? Tür çeşitliliğini pek çok etmen etkileyebileceğinden, bu sorular hem çok ilginç hem de düşündürücüdür.

Biyolojik çeşitlilik birbirini tamamlayan ekoloji ve evrimsel geçmiş açılarından çalışılabilir (Ricklefs ve Schuter, 1993). Ekologlar esas olarak; yerel habitatlar ya da bölgeler içinde çeşitliliği kısa dönemler içerisinde etkileyen etmenler üzerinde yoğunlaşırlar. Oysa, iklim değişikliği ve evrim gibi daha uzun zaman sürelerinde işleyen etmenler de çeşitliliği etkilemektedir. Geçtiğimiz 50 yıl içerisinde, insanların taşıl yakıt kullanmalarından kaynaklandığı neredeyse kesin olan, küresel ısınma pekçok türün

coğrafi dağılımını dikkate değer bir biçimde değiştirmiştir (Parmesan vd., 1999; Root vd. 2003). Milyonlarca yıl boyunca, yok olma, uyarlanma, türleşme, iklim değişimi ve jeolojik değişiklikler türlerin tamamen farklı topluluklar oluşturması için bir potansiyel yaratır. Bu bölümde, milyonlarca yıllık dönemlerde taksonların yok oluş ya da ortaya çıkışlarına neden olan, uzun dönemli değişiklik örüntülerini inceleyeceğiz. Çağdaş türlerle yapılan evrimsel ve ekolojik çalışmalar, bu taşılbilimsel (paleontolojik) örüntüleri yorumlamakta oldukça yararlı olacaktır.

Taksonomik Çeşitlilikteki Değişimlerin Belirlenmesi

Bilimdeki tüm verilerde olduğu gibi, taşıl kayıtlardaki çeşitlilik ile ilgili veriler; eksik olup, sınırları dikate alınmadığı sürece yanıltıcı olabilirler. Paleobiyologlar, çeşitliliğin belirlenmesi üzerine örneklemenin etkilerini çalışmaya devam etmektedirler (Alroy vd., 2001).

Çeşitlilik hesapları

Taksonomik çeşitliliğin en basit göstergesi, tür sayısıdır (TÜR ZENGİNLİĞİ). Uzun dönemler boyunca ya da geniş alanlarda tür çeşitliliği genel olarak, pekçok araştırıcının hayvan ve bitki varlığı listelerine kattığı müze örnekleri ya da yayınların derlenmesi ile belirlenmiştir. Pekçok taşılbilimsel çalışma, aile ve cins gibi daha yüksek taksonlara dayanır, çünkü bunlar tek bir türe kıyasla daha eksiksiz taşıl kayıtları sağlar.

Taşıl kayıtlarından yapılan takson sayımları eksik ya da yanıltıcı olabilir; veri analizlerinde düzeltme değişkenlerini göz önünde bulundurmak gerekir (Raup 1972; Signor 1985; Foote 2000a). Örneğin taşıl takson kayıtları genellikle, her bir jeolojik devrin bölündüğü dönemler düzeyinde tanımlanır. Bu dönemlerin çoğu 5–6 milyon yıl (My) uzunluğunda olup, bir taksonun kaydedilen süresi (ilk ve son görüldüğü zamanlar) kesin olmayabilir. Jeolojik dönem ve devirlerin süreleri değişiklikler gösterir ve son dönemler daha fazla taşıl örneği ile temsil edilmektedir. Dolayısıyla takson sayısını belirlerken zaman ve temsil edilen kaya hacmini dikkate almak gerekli olabilir.

Taşıllar, gerçekte yaşamış canlıların küçük bir örneklemi olduklarından; bir takson birkaç farklı zaman diliminde gözlemlenip, aralardaki zaman dilimlerinde gözlemlenmeyebilir. Aynı nedenle, bir taksonun gerçek ortaya çıkış ve yok oluş zamanlarının, kayalardaki ilk ve son kayıtlarından daha önce ya da daha sonra olduğu sonucuna varabiliriz. Doğal olarak eğer birçok takson gerçekte aynı zaman aralığında yok oldu ise, son kayıt—bilinen yok oluş tarihi—daha önceki ara dönemlere yayılmış olabilir. Öte yandan, eğer birçok takson gerçekte aynı zamanda ortaya çıkmış ise, bir kısmı yine daha sonraki zamanlarda ortaya çıkmış gibi görülebilir.

Günümüzde yaşayan türlerin sayısına dair bilgimiz yok olmuş türlerinkine kıyasla çok daha bütündür. Bunun sonucu olarak, mevcut türler, yok olmuş türlere kıyasla, daha uzun sürelerde varolmuş ve daha düşük yok oluş hızına sahip gibi görünmektedir. Herhangi bir mevcut taksonu, tek taşıl kayıdı 10 milyon yıl öncesine dayansa bile, son 10 milyon yıl boyunca listeleyebiliriz. Çünkü taksonun kökeni ne kadar eskiye dayanıyorsa; günümüzde temsil edilme olasılığı daha düşük olacağından, çeşitlilik günümüze yaklaştıkça artıyor gibi görünecektir. Bu yanlılığa, 'Yakın Geçmiş Yanılgısı (Pull of the recent) denir ve, her bir taksona ait, son taşıl varlığı ile günümüz arasındaki zaman aralığını katmadan yalnız ona ait taşıl varlıkları sayarak azaltılabilir. Pratik olarak, yakın geçmiş yanılgısının çeşitlilik geçmişe ait tahminleri fazla etkilemediği görülmektedir (Foote 2000a).

Bir takson daha uzun süre yaşamış olsa bile, çok uygun koşullarda korunmuş olduğu için ya da diğer rastgele olaylar yüzünden, yalnızca tek bir jeolojik dönemde kaydedilmiş olabilir.Örneklemenin tamlığı azaldıkça, böyle **tekörnek'ler** (Singleton), taksonların daha yüksek bölümünü oluşturur ve bu nedenle de örneklem yanlı olur; dahası, bu ortaya çıkış ve yok oluş oranları arasında yanıltıcı bir korelasyon oluşturabilir, çünkü aynı zaman aralığında ortaya çıkmış ve yok olmuş gibi görünürler. Çeşitlilik; bu **tekörnekleri** dahil etmeden, dönemler arası sınırları geçen taksonları sayarak daha doğru belirlenebilir.

Hızlar

Çeşitlilikteki değişim hızı, taksonların ortaya çıkma, yok olma hızlarına bağlıdır. Paleobiyolojik kayıtlarda bu hızlar için çeşitli ifadeler kullanılmıştır. Bu ifadelerden birisi, basitçe, milyon yıl (My) içinde (ya da bir başka zaman biriminde) ortaya çıkan (ya da kaybolan) takson sayısıdır. En yararlı ölçü, belli bir zaman biriminde, takson başına ortaya çıkan (ya da kaybolan) sayıdır (Foote 2000a).

Takson sayısı (N), zaman içinde (soyhatlarının dallanmasına bağlı olarak) yeni **ortaya çıkış ve yok oluşlarla** değişir. Bu olay toplumdaki bireylerin doğum ve ölümlerine benzer ve toplum büyüme modelleri, taksonomik çeşitlilikteki değişiklikleri açıklamak üzere uygulanabilir. Her bir zaman aralığında (Δt), zaman aralığının başında takson başına ortaya çıkan yeni takson sayısı (S) ve bu zaman sürecinde orjinal takson başına yok olan takson sayısı (E) olsun. O zaman N'deki değişiklik (ΔN), "doğum" sayısından (SN), "ölüm"lerin (EN) çıkarılmasına eşittir: çeşitlenme hızı (**diversification rate**) $\Delta N/\Delta t$ aşağıdaki gibidir.

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = SN - EN \quad \text{ya da} \quad \frac{\Delta N}{\Delta t} = RN$$

Burada, $R = (S - E)$, (birey başına artış oranıdır (per capita rate of increase).
$R > 1$ ise, takson sayısındaki büyüme pozitiftir.

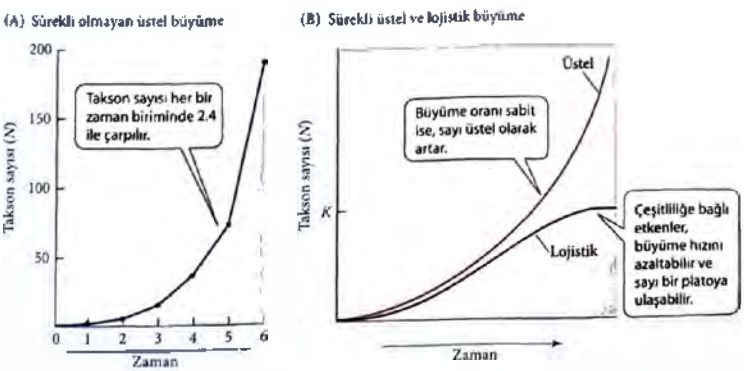
Zaman aralığında, başlangıç (t_0) ve bitiş (t_1) arasında; "toplum" başlangıçtaki büyüklüğünün birey başına artış oranı ile çarpımı kadar büyür; $N_1 = N_0 R$. Eğer S ve E aynı kalırsa, gelecek zaman aralığından sonra (Δt); toplum $N_2 = N_1 R_1 = N_0 R^2$ olacaktır. Genel olarak t zaman aralıklarından sonra; takson sayısı, birim başına ortaya çıkış ve yok oluş oranları aynı kaldığı sürece

$$N_t = N_0 R^t$$

olacaktır. Bu eşitlik, takson sayısının (ya da toplumdaki canlıların) **üstel büyümesi**'ni ifade eder (Şekil 7.1A). Aralıklı dönemler yerine, sürekli büyüme için, eşdeğer eşitlikler

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{ve} \quad N_t = N_0 e^{rt}$$

dir. Burda r BİREY BAŞINA ANLIK ARTIŞ ORANI'dır.



Şekil 7.1 (A) R'nin belirli bir zaman aralığında artış oranını gösterdiği (burada R= 2.4'dür) $N_t = N_0 R^t$ eşitliğine göre, takson sayısında kuramsal artış. (B) Değişiklik sürekli olduğu zaman, takson sayısındaki artış. Eğer artış hızı (r) sabit ise; takson sayısı üstel olarak artar, fakat büyüme lojistik ise (artış hızı çeşitlilikten negatif olarak etkilenmiş ise) sabit bir düzeyde kalır.

Takson sayısı ile toplumdaki canlı sayısı (bildiğimiz gibi doğum ve ölüm oranları sabit değildir) arasındaki benzerliği iyi izleyelim. Kötü hava koşulları gibi etmenler, bu oranları toplum yoğunluğu ile ilişkili olmayan düzeylerde değiştirebilir. Buna karşın, **yoğunluğa bağlı etmenler**; kişi başına doğum oranında azalma ya da ölüm oranında artışa neden olabilir ki, toplum büyümesi yavaşlar ve toplum yoğunluğu kararlı bir dengeye ulaşabilir (Şekil 7.1 B). Yoğunluğa bağlı etmenler besin ve alan için yapılan çekişmeyi kapsar ve ekolojide, **lojistik büyüme** eşitliği ile modellenir.

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(K-N)}{K}$$

Burada *K*, taşıma kapasitesi yani, toplum artışının 0'a dayandığı denge toplum yoğunluğudur. Paleobiyologlarda tür ya da daha yüksek takson sayılarındaki değişiklilerin, aynı şekilde, tür sayısı arttıkça, yok olma oranın artıran ya da ortaya çıkış oranlarını azaltabilecek çeşitliliğe bağlı etmenlerden etkilenebileceğini ileri sürerler. Bu etmen, türler arasında kaynaklar için yapılan çekişme olabilir.

Timothy Walker ve James Valentine (1984) içinde ekosistemin, olası en büyük sayıdan daha az kararlı tür sayısına sahip olabileceği değiştirilmiş bir lojistik model önermişlerdir. Walker ve Valentine modeli (Şekil 7.2); tür başına yok oluş hızı, *E*, çeşitlilikten bağımsız olsa da; tür başına yeni bir tür ortaya çıkma hızının (*S*), tür sayısı (*N*) çevrenin destekleyebileceği en yüksek sayıya yaklaşırken azalacağını varsayar. Yani;

$$S = S_0\left(1 - \frac{N}{N_{max}}\right)$$

S_0 en yüksek türleşme oranıdır. Tür sayısındaki değişiklik oranını gösteren eşitlik;

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (S-E)N = \left[S_0\left(1 - \frac{N}{N_{max}}\right) - E\right]N$$ olur. Bu çeşitlilikte

$\Delta N / \Delta t = 0$ olduğunda, denge tür sayısına (N^*) ulaşılacak şekilde

$$N^* = \left(1 - \frac{E}{S_0}\right)N_{max}$$ olur.

Böylece, birlikte varolabilen dengedeki tür sayısı ile en yüksek tür sayısı arasındaki farklılık; türleşme hızı ile ilişkili olarak, yok oluş hızının ne kadar yüksek olacağına bağlıdır.

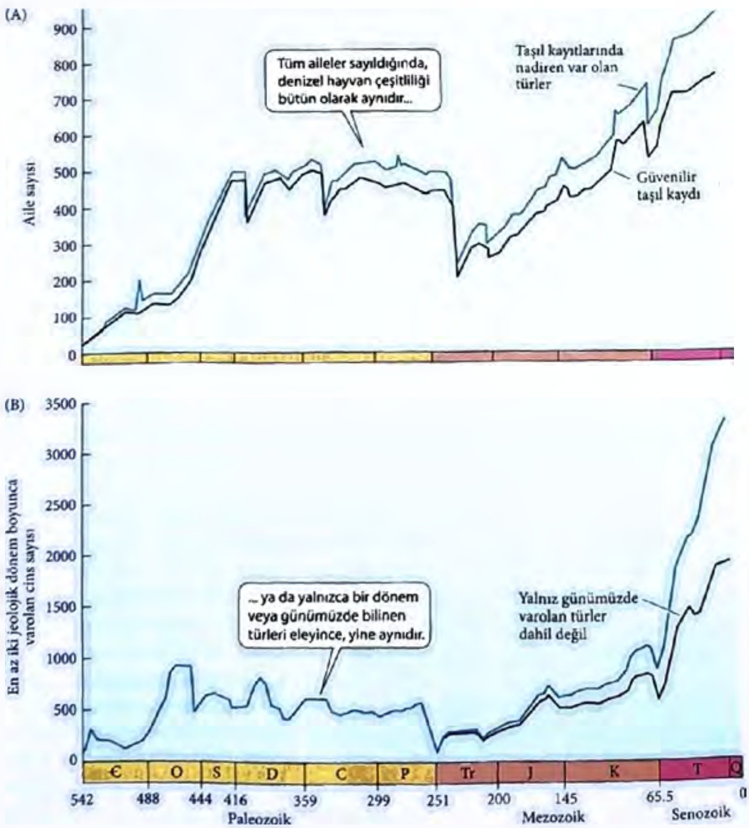


Şekil 7.2 Evrimsel zaman sürecinde dengedeki tür sayısını gösteren model. Birim zamanda ortaya çıkan tür sayısı (*S*) orta çeşitlilikte potansiyel ataları ile birlikte arttığı için en yüksektir, yüksek çeşitlilikte ise azalır, kaynakların destekleyebileceği maksimum sayıda (N_{max}), 0'a düşer. Birim zamandaki yokoluş sayısı, tür sayısı arttıkça artar. $S = E$ olduğunda, yani türleşme ile yokolma hızları eşit olduğunda (N^*), tür sayısı dengeye ulaşır. Yokoluş hızını gösteren *E* çizgisi, dikleştiğinde denge çeşitliliği, daha düşük olacaktır). (Walker and Valentine, 1984).

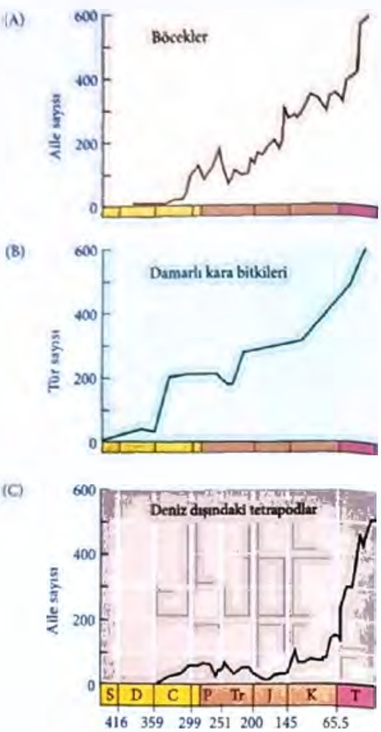
Fanerozoik Boyunca Taksonomik Çeşitlilik

En iyi taşıl kayıtlar, deniz hayvanlarının kabuk ve iskelet gibi sert kısımlarından yapılmıştır. Paleontolojik bilgilere göre, Jack Sepkoski (1984, 1993), 542 milyon yıl süren Fanerozoik boyunca, 4000 iskeletli aile ve 20,000 cins'den oluşan tabaka aralığında (**stratigrafik katmanlar içinde**) veriler toplamıştır. Aile çeşitliliği üzerine çizdiği grafik (Şekil 7.3A), Kambriyen ve Ordovisien'de hızlı bir artış olduğunu, Paleozoik'in geri kalanında düz bir plato, Mezozoik ve Senozoik'te düzenli bir artış, geç Tersiyer'de ise çeşitliliğin en yüksek değerine ulaştığını göstermektedir. Bu görüntü, kitlesel yok oluş olaylarına bağlı azalmalar ile kesintiye uğramaktadır. Genel olarak veriler, tek dönem kaydedilen türler ve yeni taksonlardan kaynaklanan yanılsamalar için düzeltildiğinde, yukarıda anlatıldığı gibi grafiğin değişmediği görülür (Şekil 7.3B). Diğer yanılsamalarında dikkate alınıp alınmadığı kesin olmayıp, bazı yazarlara göre, paleozoikteki çeşitlilik, paleozoik sonrası düzeylere, verilerin gösterdiğinden daha çok benzerlik göstermiş olabilir (Alroy vd. 2001). Bu durum, pek çok araştırmanın konusu olmaya devam etmektedir.

Karalarda da çeşitlilik artmıştır. Böcek ailelerinin sayısı, Permiyen'den sonra düzenli bir artış gösterirken (Şekil 7.4A), çiçekli bitkiler, kuşlar ve memelilerin çeşitlenmesi orta Kretase'den sonra; karasal omurgalılardaki (Şekil 7.4C) ve damarlı bitkilerin (Şekil 7.4B) çeşitliliğindeki çarpıcı artışlardan sorumlu olmuştur.



Şekil 7.3 (A) Fhanerozoik boyunca iskeletli deniz hayvanlarının çeşitliliği. Her bir jeolojik dönemde (jeolojik dönemlerin alt bölümleri-çoğu basamak 5–6 milyon yılı temsil etmektedir) görülen takson sayısına, o dönem içinde varolmuş tüm türler dahildir. Mavi eğri, nadiren korunmuş aileleri, siyah eğri yalnızca daha güvenilir taşıl kayıtları olan aileleri temsil eder. Bugün denizde yaşayan, taşıl olarak nadir korunmuş olanlar dahil yaklaşık 1900 aile vardır. (B) Denizde yaşayan, yalnızca iki yada daha fazla dönemde sayılan, 25.049 iskeletli hayvan cinsinin taksonomik çeşitliliği. Yalnızca tek bir dönem varolmuş cinsler çıkarılmıştır. Siyah eğri, sadece taşıl kayıtlarında temsil edilmiş çeşitliliği göstermektedir (günümüzde varolanları çıkararak) (A, Sepkoski 1984'den; B Foote 2000a'dan).



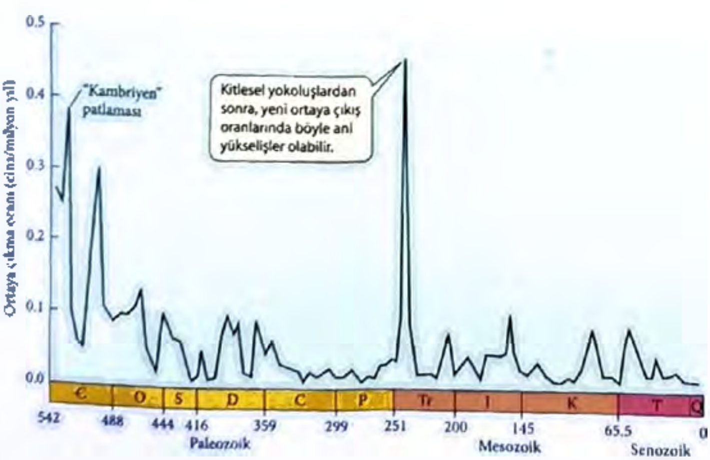
Şekil 7.4 (A) Bilinen böcek ailesi sayısındaki, (B) damarlı kara bitkileri tür sayısındaki ve (C) deniz dışı tetrapod omurgalı ailesi sayısındaki değişiklikler (A, Labandeira ve Sepkoski 1993; B ve C Benton 1990'dan).

Ortaya çıkış ve yok oluş oranları

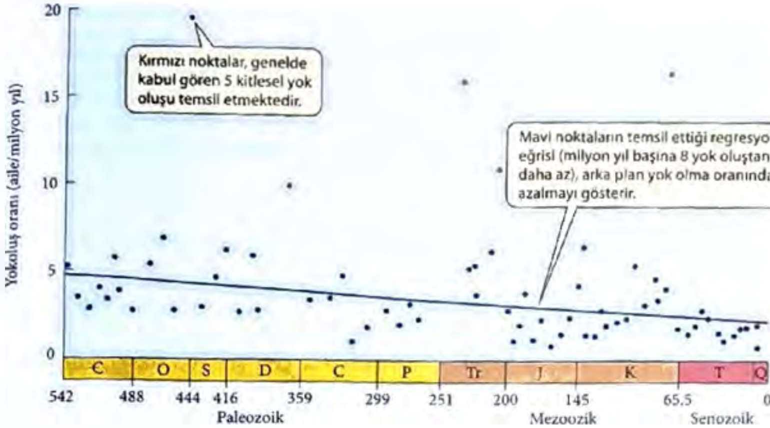
Deniz hayvanlarının, Triasik'dan bu yana, Mezozoik ve Senozoik'te çeşitlilik artışına neden olan ortaya çıkış hızı, yok oluş oranından daha büyük olmuşsa da; her iki hız Fanerozoik tarihi boyunca dalgalanmalar göstermiştir. Yeni ailelerin ortaya çıkış hızı, Kambriyen ve Ordovisien'de, erken Trias'da; Permiyen sonu kitlesel yok oluştan sonra kaydedilen hayvan evriminin erken dönemlerinde en yüksekti (Şekil 7.5). Yok oluş oranları, çarpıcı bir biçimde değişiklik göstermiştir. **Kitlesel yok oluş** denilen, sıradışı yüksek sayıda taksonun yok olduğu zaman aralıkları ile "normal" veya **arka plan yok oluş** diye nitelendirilen zaman aralıkları arasında bir ayrım yapılmıştır (Şekil 7.6). Genel olarak beş kitlesel yok oluş tanımlanmıştır: Ordovisien sonu, geç Devonien, Permiyen/Trias sınırı (permiyen sonu), Kretase/Tersiyer (K/T) sınırı fakat birkaç diğer zaman aralığında da yüksek yok oluşlar olmuştur.

Hem bitkilerde hem hayvanlarda, yüksek ortaya çıkış oranına sahip taksonlar (türleşme), yüksek yok oluş oranına da sahiptir (Niklas vd. 1983, Stanley 1990). Yani yüksek **"dönüşüm"** hızlarına sahiptir. Örneğin, hem S hem E değerleri, ammonoid ve trilobitlerde; gastropod ya da bivalvlardan daha yüksektir. Ortaya çıkış ve yok oluş hızları arasındaki bu korelasyonla ilgili birkaç neden ileri sürülmüştür (Stanley 1990: Bölüm 16'ya da bkz.):

1. *Ekolojik özelleşme düzeyi*: Ekolojik olarak özelleşmiş türler, genelleşmiş türlere kıyasla çevredeki değişikliklere daha duyarlıdırlar (Jackson 1974). Ayrıca, parçalı dağılımlarından dolayı türleşmeleri ve yeni oluşmuş türlerin farklı kay-



Şekil 7.5 Fanerozoik boyunca 107 dönem içinde, denizde yaşayan hayvan cinslerinde ortaya çıkış hızları (yeni cins sayısı/milyon yıl). Yalnızca dönemler arası sınırları geçen taksonlar sayılmıştır. (Foote 2000a.)



Şekil 7.6 Fanerozoik boyunca denizde yaşayan hayvan ailelerinde yok oluş oranları (aile sayısı/milyon yıl). Regresyon eğrisi, milyon yıl başına 8'den daha az olan yok oluşları temsil eden mavi noktalara denk gelir. Arkaplan kümesinden belirgin biçimde sapan kırmızı noktalar, Ordovisien (1), Devonien (2), Permiyen sonu (3), Trias (4), Kretase (K/T yok oluşu) (5) sonlarında gerçekleşen 5 kitlesel yok oluşu kapsamaktadır. (Raup and Sepkoski, 1982'den).

naklar için özelleşerek hayatta kalmaları, böylece de diğer türlerle çekişmeden kaçınmaları da olasıdır.

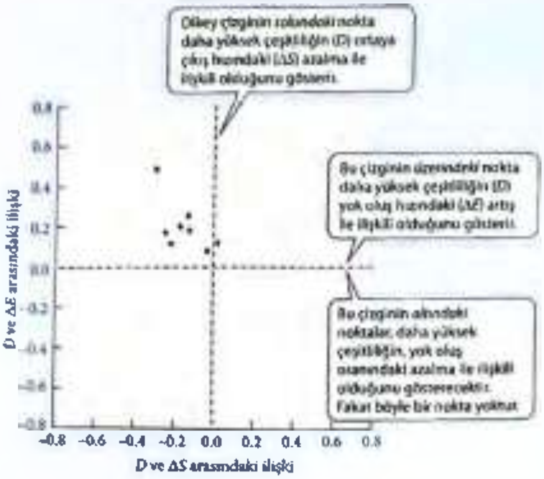
2. *Toplum Dinamiği*: Düşük ya da dalgalanmalı toplum büyüklüğüne sahip türler, yok olmaya özellikle duyarlıdırlar. Bazı yazarlar ise küçük ya da dalgalanmalı toplum büyüklüğünün türleşmeyi artıracağını öne sürerler; fakat bu hipotez tartışılmaktadır.
3. *Coğrafi sınırlar*: Geniş yayılımı olan türler, lokal çevre değişiklikleri ile bastırılamayacağından, daha düşük yok olma riskine sahiptirler. Aynı zamanda, büyük olasılıkla daha yüksek yayılım yetisinde oldukları için, daha düşük türleşme hızlarına sahiptirler (Jablonski ve Roy 2003).

Türleri, yüksek ortaya çıkış ve yok oluş hızlarına sahip olan taksonlar, çeşitlilikte oldukça dalgalanma gösterirler ve yok olmaya daha fazla yatkındırlar. Böyle grupların erken yok oluşları, Fanerozoik boyunca ortaya çıkış ve yok oluş hızlarındaki uzun süreli düşüşlerle ilgili, henüz tam olarak açıklanmamış gözlemlere katkıda bulunabilir (Foote 2000b; Şekil 7.5 ve 7.6'ya bkz.)

Ortaya çıkış ve yok oluş hızları, türler arası etkileşimlerin çeşitliliği kararlı kılma eğiliminde olduğunu gösteren kanıtlardan biridir. Mike Foote (2000b) bir dönemden diğerine birim başına ortaya çıkış (*S*) ve yok oluş (*E*) oranlarındaki değişiklikle ilişkili olarak, Fanerozoik kayıtlardaki 107 dönemin (stage) herbirindeki deniz hayvanlarının çeşitliliğindeki değişimleri incelemiştir. *S* arttıkça, çeşitliliğin daha fazla arttığını, *E* arttıkça azaldığını bulmuştur. Daha ilginç olan, Paleozoikte çeşitlilikteki değişiklikler üzerinde, yok oluşlar ortaya çıkıştan daha güçlü bir etkiye sahip olsa da; Mezozoik ve senozoikte ortaya çıkışlar daha güçlü bir etki yapmıştır.

Foote, daha sonra, her bir zaman aralığının başlangıcındaki çeşitlilik ile, o zaman aralığı ve önceki arasındaki ortaya çıkış ve yok oluş oranlarındaki değişiklikler arasındaki ilişkiyi incelemiştir. Eğer bu oranlardaki değişiklikler, çeşitliliğe bağlı ise, çeşitliliğin; ortaya çıkış hızı ile negatif; yok oluş hızı ile de pozitif olarak ilişkili olması beklenir. Nitekim bu ilişki, türler arası çekişmede olduğu gibi, çeşitliliğe bağımlı etmenlerin, çeşitliliği bir dengede tutma eğiliminde olduğu hipotezini desteklemektedir (Şekil 7.7).

Aynı şekilde, Sepkoski (1984), Fanerozoik boyunca denizlerde baskın olan, taksonomik olarak farklı üç büyük "evrimsel faunayı" istatistiksel olarak belirlemiştir (Şekil 7.8). Sanki her biri ayrı bir toplummuş gibi, bu faunalar arasındaki rekabeti modelleyerek, her bir fauna içindeki çeşitlilik değişimlerinin; çeşitliliğe-bağlı rekabet ile açıklanabileceğini ortaya koymuştur.



Şekil 7.7 Bir jeolojik dönemdeki çeşitlilik (D) ile, orta-Jura'dan Senozoik'e kadar olan ortaya çıkış (ΔS) ve yokoluş (ΔE) hızlarındaki değişiklikler. Her bir nokta iki korelasyonu gösterir; her bir pozitif (düz bir korelasyon > 0) ya da negatif (ters ilişkili korelasyon < 0). Yüksek çeşitlilik, yok oluş oranında artış ve ortaya çıkış oranında azalma ile ilişkilidir—çeşitlilikteki artışta, çeşitliliğe bağlı azalmanın kanıtı (Foote 2000b'den).

Bu gözlemler pek çok soruyu akla getirmiştir. Zaman içinde ortaya çıkış ve yok oluş oranlarındaki azalmanın nedenleri neler olabilir? Permiyen sonu yok oluştan sonra, şayet çeşitliliğe bağımlı faktörler, onu sabitleştirme eğiliminde iseler, çeşitlilik nasıl düzenli bir biçimde artabilmiştir? Kitlesel yok oluşlar, yaşam tarihi üzerine ne gibi etkiler yapmıştır? Ortaya çıkış ve yok oluşlara daha yakın bir bakış, bu soruları yanıtlamamıza yardımcı olabilir.

Yok oluş nedenleri

Özel nedenlerine ilişkin bilinenler çok az olsa da, yok oluş hemen hemen tüm türlerin kaderinde yer almıştır. Biyologlar, yok oluşa, çevresel değişikliklere uyum göstermedeki başarısızlığın neden olduğunda birleşirler. Çağdaş tür ve toplumlarla ilgili ekolojik çalışmalar, yok oluşun en yaygın nedeni olarak yaşam alanı bozulmasına işaret ederler. Ortama sokulan avcı, hastalık ve rakiplerin de bazı türlerin ortadan kalkmasına neden oldukları kaydedilmiştir (Lawton ve May 1995).

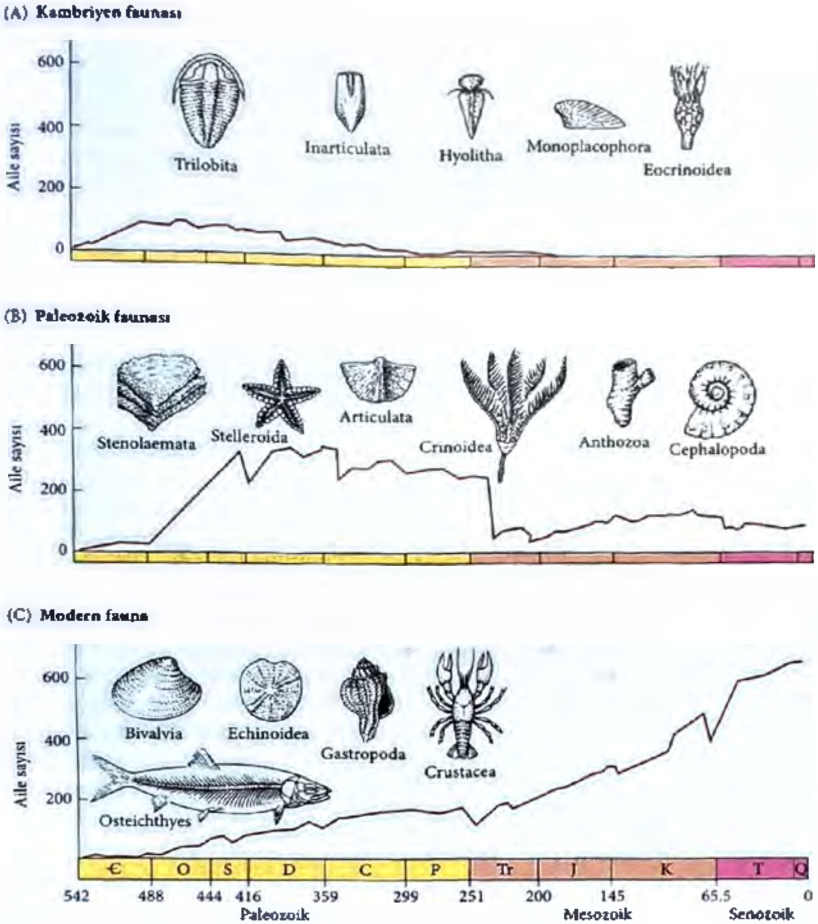
Eğer bir türün çevresi bozulursa, bazı toplumlar ortadan kalkabilir ve türün coğrafi yayılım alanı, önceden uygunsuz olan başka alanlar kullanılabilir hale gelmediği sürece, daralmış olur. Eğer çevresel değişiklikler, toplumların azalmasına neden olmuş ise, bu toplumların hatta belki de tüm türün yaşayabilmesi, uyumsal genetik değişikliklere bağlıdır. Bunun türün yok olmasını önleyip önlemeyeceği, o özelliğin evrimleşme hızına karşılık, çevrenin ne kadar hızla değiştiğine (en uygun fenotip) bağlıdır. Evrimleşme hızı, genetik çeşitlilik sağlayan mutasyonlara ve toplum büyüklüğüne bağlı olabilir. Çünkü, daha küçük toplumlar, daha az mutasyona maruz kalırlar.

Bu şekilde, toplum büyüklüğünü azaltan bir çevre değişikliği, ona uyum gösterme şansını da azaltmaktadır (Lynch ve Lange 1993). Sıcaklık gibi bir çevresel etmendeki değişiklik, birlikteki tür bileşimi gibi diğer etmenlerde de değişikliğe neden olabilir. Bu nedenle bir türün yaşamını sürdürmesi birçok özellikteki evrimsel değişikliği gerektirebilir.

Kuşkusuz hem cansız hem de canlı etmenlerdeki değişiklikler türlerin ortadan kalkmasına neden olmuştur. Örneğin; Pliosen boyunca çift kabuklu ve gastropod türlerinin yok oluş hızı, özellikle kuzey denizlerinde artmıştır. Bu artış, yok oluşların olası bir nedeni olan sıcaklık azalması ile aynı zamana denk gelmiştir (Sepkoski 1996b). Bu bölümde daha sonra, türlerin ortadan kalkmasında çekişmenin rolünü tartışacağız.

Yok oluş hızlarında azalma

Belli bir zaman sonra daha iyi uyum sağlamaları nedeni ile, yok olmaya dirençli hale gelen canlı soylarının ortaya çıkışı mantıklı görülmektedir. Fakat evrimsel kuram bunu her zaman öngöremez ve herhangi bir öngörüsü olmayan doğal seçilim de türleri çevredeki değişikliklere hazırlayamaz. Eğer yok oluşa yol açan tehdit edici çevre değişiklikleri çok çeşitli ise, bir değişiklikten diğerine, "yok olma diren-

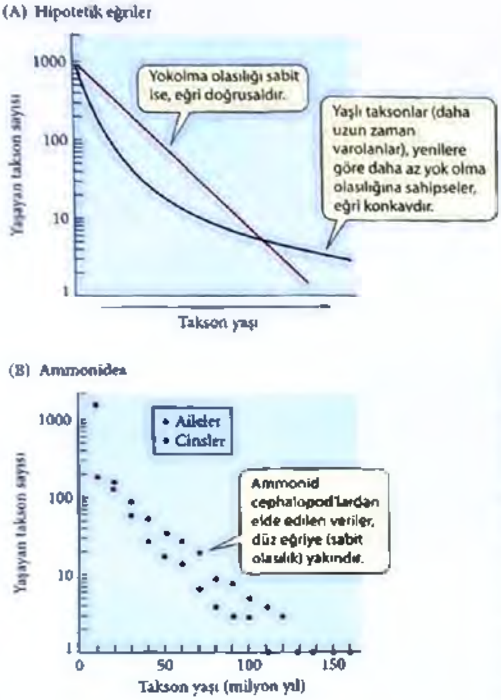


Şekil 7.8 Deniz taşıl kayıtlarında, ana formların temsil edildiği, üç evrimsel faunanın çeşitlilik tarihi (Üç çeşitlilik profili Şekil 7.3 A'daki tüm çeşitlilik profilini verecek gibi görünmektedir (Sepkoski 1984'den)

ci" nin devam etmesi beklenmez. Sonuç olarak, herhangi bir t zamanında, yaşlı (*t* zamanından çok daha önce varolmuş) ya da genç (*t* den biraz önce) olsun, türlerin (ya da daha yüksek takson) yok olma olasılığı aynı olacaktır.

Taşıl kayıtlarında ortadan kaybolan taksonlar, farklı zamanlarda (yok oluş sırasındaki yaşları) varlıklarını sürdüren bölümleri zamana karşı çizilerek analiz edilebilir. Şayet yok olma olasılığı, yaştan bağımsız ise, yaşamını sürdüren takson oranı üstel olarak azalmalıdır (aynı radyoaktif çürümede, varolan ana atomların oranı gibi. Şekil 4.2'ye bkz.). Logaritmik ölçekte, grafik düz bir eğri olacaktır. Şayet taksonlar yaşlandıkça yok olma nedenlerine direnç evrimleştiriyor ise, logaritmik eğri uzun bir kuyruk ile birlikte yukarı doğru içbükey olacaktır (Şekil 7.9 A).

Leigh Van Valen (1973), bu şekilde taksonların yaşamlarını sürdürmelerini analiz ettiğinde; yok olma olasılığının kabaca sabit olduğunu (Şekil 7.9B) gösteren doğrular elde etti. Bu durum, organizmalar yok olmaya neden olabilecek çevre değişiklikleri tarafından sürekli tehdit edildiğinde beklenen bir olaydır. Van Valen'in önerdiği bir olasılık, taksonun çevresinin diğer taksonların evrimleşmesi nedeni ile kötüye gitmesidir. Red Queen hypothesis (Kızıl Ece hipotezi); Lewis Carrol'un *"Through the Looking-Glass"* daki **Red Queen** gibi, her bir türün aynı yerde kalmak (yaşamını sürdürmek) için, mümkün olduğu kadar hızlı koşmasıdır; çünkü rakipleri, avcıları ve parazitleri de evrimleşmelerini sürdürmektedir. Bunu başaramama şansı her zaman var olacaktır.

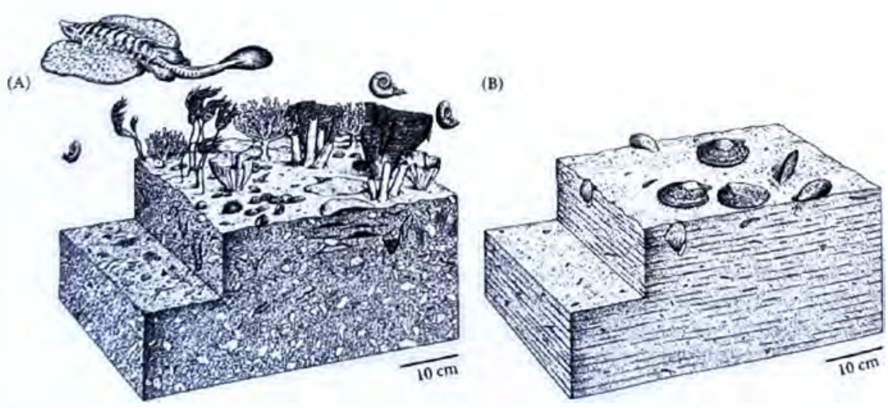


Şekil 7.9 Taksonomik yaşamda kalma eğrileri. Her bir eğri ya da seriler, jeolojik zaman sürecinde hangi zamanda ortaya çıktıklarına bakmaksızın, belli bir süre için taşıl kayıtlarında varolan takson sayısını temsil eder. (A) Hipotetik yaşamda kalma eğrileri. Yarı logaritmik ölçekte, yok olma olasılığı sabit ise eğri doğrusaldır. Takson yaşlandıkça, yok olma olasılığı azalıyor ise, uyarlanma uzun vadeli yok olma olasılığını düşürebileceğinden eğri konkavlaşır. (B) Ammonoidea aile ve cinslerinde taksonomik yaşamda kalma eğrileri (Van Valen 1973).

Yok olmaya karşı olan direncin zaman içinde evrimleşmeyeceğini kabul edersek, Fanerozoik süresince devam eden arka plan yok oluş hızlarındaki azalmaları nasıl açıklayabiliriz? (Şekil 7.6'ya bkz.). Bir hipotez, aile başına ortalama tür sayısının zamanla arttığını savunmaktadır. Bu artış, yok olma hızını düşürecektir, çünkü, yok olmaya dayanamayan küçük bir aileye kıyasla, büyük bir aile içindeki tüm türler gözönüne alındığında, bu olay daha uzun bir zaman alacaktır (Flessa ve Jablonski 1985). Diğer bir olasılık, özelliklerinden (yayılım yeteneği ya da yaşam alanı gibi) dolayı yok olmaya eğilimi olan yüksek taksonların Fanerozoik'in ilk zamanlarında yok olmasıdır. Crinoid'ler (deniz laleleri) ve brachiopodlar (dallı bacaklılar) gibi Paleozoik faunasında baskın olan grupların çoğu tipik olarak Paleozoik sonrası baskın olan taksonlara, çift kabuklular (midyeler) ve gastropodlara (salyangozlar) göre daha yüksek yok oluş ve dönüşüm değerlerine sahiptirler (Erwin vd. 1987).

Kitlesel yok oluşlar

Yok olma tarihi, aşağıda kaydedilen beş kitlesel yok oluş ile anılır. Permiyen sonu yok oluş; (Şekil 7.10) denizde yaşayan ailelerin yaklaşık % 54'ü, cinslerin % 84'ü ve türlerin % 80–90'ının ortadan kalktığı en şiddetli olanıdır. Karalarda, bitki birliklerinde önemli değişiklikler olmuş, birçok böcek takımı yok olmuş, baskın amfibiler ve therapsidler yeni therapsid grupları (memeli ataları dahil) ve diapsid'ler (dinozorların ataları) ile yer değiştirmiştir. Etkilenen taksonlar gözönüne alındığında, ikinci büyük yok oluş Ordovisien sonunda olmuştur. Daha az şiddetli fakat daha iyi bilinen K/T ya da Kretase sonu gerçekleşen yok oluş döneminde, dinozorların da (kuşlar hariç) içinde bulunduğu birçok deniz ve kara bitki ve hayvanları ortadan kalkmıştır.



Şekil 7.10 Permiyen sonu kitlesel yok oluştan hemen önce (A) ve sonra (B) deniz yatağının yeniden oluşumu. Oyuklarda yaşayan, epifaunal ve yüzen organizmalar hemen tamamen yokolmuşlardır (Canlandırma © C J. Sibbick).

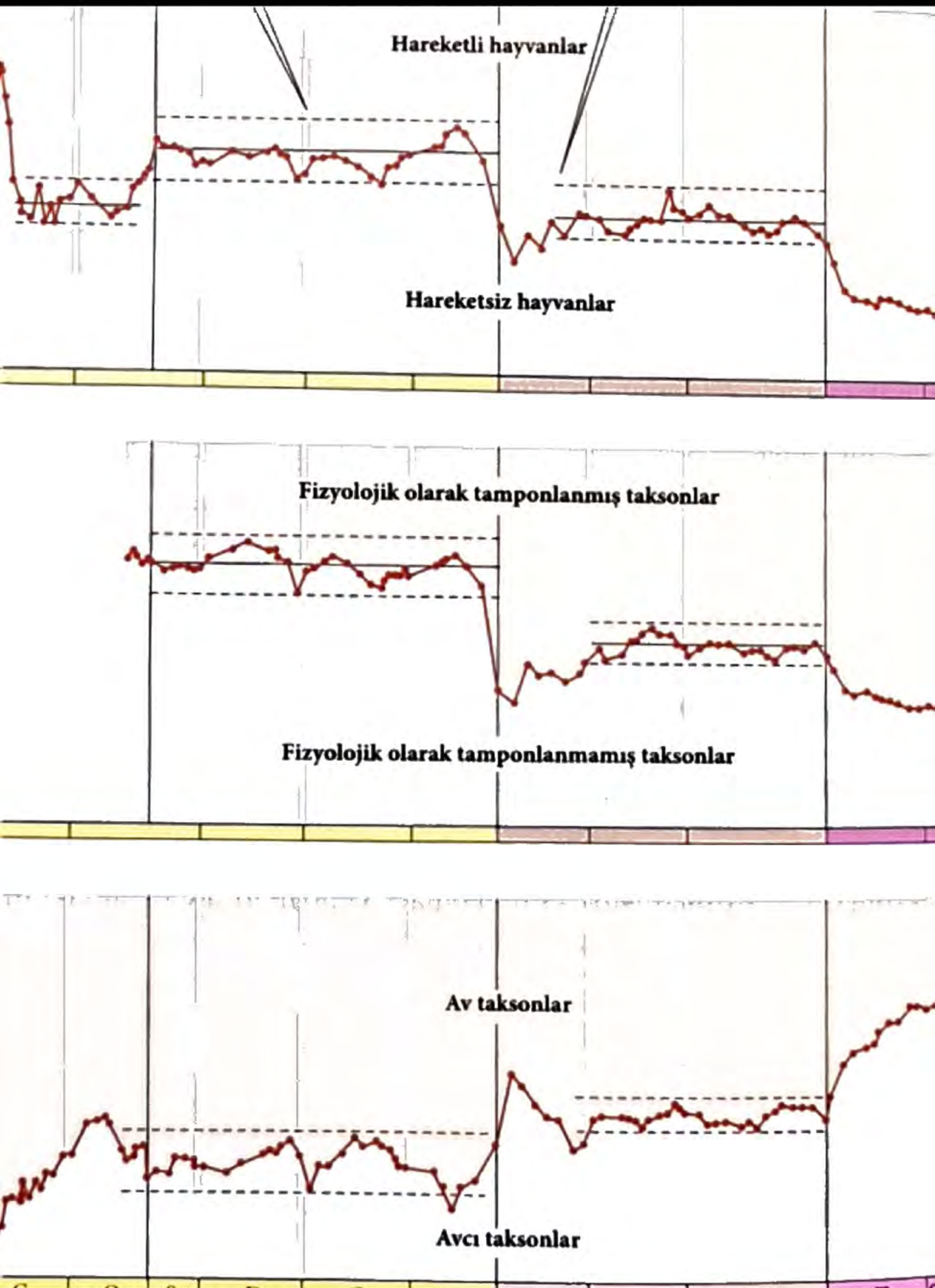
KİTLESEL YOK OLUŞ NEDENLERİ. KT sınırı (Kretase-Tersiyer) yok oluşu, ilk kez Walter Alvarez vd. (1980) tarafından önerilen ve dinozor soyunun bir asteroit ya da büyük bir meteorit gibi dünya dışı bir etken tarafından yok edildiğini savunan gerçekten çarpıcı hipotez ile dikkat çekmiştir. Alvarez vd., bu objenin dünyaya gökyüzünü karartıp, sıcaklığı düşürecek, fotosentezi azaltacak kadar toz bulutu oluşturmaya yetecek büyük bir güçle çarptığını varsayarlar. Jeologlar, bugün böyle bir etkinin gerçekleştiği konusunda birleşirler. Meksika Yucatan yarımadası kıyılarına yakın Chicxulub Krater'i keşfedilmiştir. Taşılbilimcilerin çoğu, bu etkinin KT sınırında kitlesel yok oluşlara neden olduğuna inanırken, bazıları taksonların yok oluşların geniş dönem aralığına yayılmış olduğunu ve bu nedenle sadece bu felaketin sonucu olarak meydana gelmiş olmalarının olanaksız olduğunu vurgularlar. Bu bakış açısına göre bu felaket KT sınırı yok oluşuna neden olan çeşitli çevresel değişikliklerden yalnızca birisidir.

Şimdiye kadar gerçekleşmiş en büyük kitlesel yok oluş Permiyen sonu yok oluşudur. Pekçok olası neden önerilmiştir. Son zamanlarda önerilen, yok oluşa güçlü bir volkanik patlamanın neden olduğu hipotezi en popüler olanıdır (Benton ve Twitchett, 2003). Permiyen sonu yok oluşu çok hızlı gerçekleşmiş ve Doğu Rusya'da tüm Avrupa'ya eşit bir alanı kaplamaya yetecek kadar lav üreten volkanik patlamalar ile aynı zamanda gerçekleşmiştir (Sibirya tuzakları denilen oluşum). Bu patlamaların neden olduğu küresel ısınmanın daha derin sularda neredeyse tam bir O_2 kaybına neden olacak şekilde okyanus akımlarını değiştirdiği ileri sürülmüştür. Küresel ısınma çok miktarda metan salınmasına neden olmuş olabilir, bu da dünya da 251 milyon yıl önce, ısınmasını hızlandırarak bir pozitif geribesleme sarmalı ile yaşamın yok olmanın eşiğinden geri dönmesini sağlamıştır (Benton ve Twitchett, 2003).

KURBANLAR, YAŞAMINI SÜRDÜRENLER VE SONUÇLARI. Kitlesel yok oluşlar, bazı taksonların yaşamını sürdürme olasılığı diğerlerininkinden daha fazla olduğu için seçici olmuştur. Permiyen sonu yok oluş boyunca gastropodların hayatta kalışları, geniş coğrafi ve ekolojik dağılımları olan türler ve çok sayıda türe sahip cinsler için daha fazla olmuştur (Erwin 1993). Yok oluş, beslenme şekli gibi özelliklerle ilişkili olarak rastgele seyreden bir görünümdedir. Seçicilik örüntüsü, arka plan yok oluş dönemlerinde de, geniş coğrafi dağılımı olan gastropod ve diğer taksonlarda, dağılımı dar olan türlerdekine kıyasla daha düşüktür (Boucot 1975). Bununla birlikte Kretase sonu kitlesel yok oluş boyunca süren yaşamını sürdürme düzeni "normal" zamanlarınkinden farklılık gösterir (Jablonski 1995). Arka plan yok oluş dönemlerinde, geç Kretase çift kabuklu yumuşakçalarının ve gastropodlarının yaşamlarını sürdürmeleri, planktonik gelişimi olan taksonlarda (akıntıyla yayılan larvaları olan taksonlar) ve özellikle geniş coğrafi yayılımı olan pek çok tür içeren cinsler için daha fazladır. Buna karşın, Kretase sonu kitlesel yok oluş boyunca, planktonik ve planktonik olmayan taksonlar aynı yok oluş oranlarına sahip olup, cinslerin dağılımı tür çeşitliliğinden etkilenmemiştir. Bu şekilde yaşamı sürdürme ile ilişkili özellikler "normal" zamanlardan farklı gibi görülmektedir.

Kitlesel yok oluş olaylarında, genel olarak fevkalade uyarlanma özellikleri olan taksonlar yenik düşmüştür, çünkü onları o koşullarda yok olmaktan kurtarabilecek kritik özellikleri yoktur. "Normal" zamanlarda başlamış olan evrimsel eğilimler, erken bir dönemde durdurulmuştur. Örneğin; çift kabuklu yumuşakça kabuklarını delip, kabuk içindeki hayvanlar üzerinden beslenme yeteneği Trias'ta gastropod soy hattında evrimleşmiştir, ancak geç Trias kitlesel yok oluşunda bu soy hattının yok oluşu ile kaybolmuştur (Fürsich ve Jablonski 1984). Aynı özellik 120 milyon yıl sonra *Muricidae* ailesinde evrimleşmiştir. Trias sonu kitlesel yok oluşu, önemli bir uyarlanmanın yayılımını, uyarlanma etkisini gösteremeden yok etmiştir.

Kitlesel yok oluşlardan önceki ve sonraki fiziksel ve biyolojik koşullar muhtemelen çok farklı olmuştur. Belki de bu nedenle, pek çok takson kitlesel yok oluş olaylarından çok sonra azalmaya devam ederken, önceki altbaskın gruplar çeşitlenmeye başlamıştır. Çeşitliliğin yeniden aynı düzeye ulaşması milyonlarca yıl almıştır, örn; Permiyen sonu felaket sonrası 100 milyon yıl.


Hareketli hayvanlar
Hareketsiz hayvanlar
Fizyolojik olarak tamponlanmış taksonlar
Fizyolojik olarak tamponlanmamış taksonlar
Av taksonlar
Avcı taksonlar

ketli oluşlarına; (2) Krustaseler gibi iyi gelişmiş solungaç ve dolaşım sistemleri ile fizyolojik olarak tamponlanmış ya da derisidikenliler gibi tamponlanmamış olmalarına; ve (3) avcı olup olmamalarına göre üç işlevsel kritere göre sınıflandırdılar. Bu gruplama ile ilgili olarak; deniz faunasındaki toplam çeşitlilik ve taksonomik bileşimi büyük oranda değişse bile, alternatif özelliklere sahip taksonların oranı, 200 milyon yıllık aralarda kararlılığını sürdürmüştür (Şekil 7.11). Kararlı bir durumdan diğerine olan değişiklik, Ordovisiyen, Permiyen ve Kretase sonunda olan kitlesel yok oluşlarla ilişkilidir. Buna göre, uzun dönemli taksonların yok oluşu yeni canlı birliklerinin ortaya çıkmasına fırsat vermiştir.

Bir grubun ortadan kalkmasının diğerlerinin gelişmesine izin verdiğini ortaya çıkaran bu gözlem, kitlesel yok oluş olaylarının en önemli sonuçlarından biridir ve ortaya çıkış ve çeşitlenme olaylarının açıklanışının ana konusudur.

Ortaya çıkış ve çeşitlenme

Şimdi, bazı soyların çeşitliliğinde artışın niye bazen diğerlerinden daha fazla olduğu ve çeşitliliğin niye Permiyen-sonu yok oluştan bu yana artma eğiliminde olduğu sorusuna dönelim. Çeşitlenmeyi destekleyen temel etkenler; çekişme, ekolojik farklılaşma, birlikte evrim ve bölgeselliktir.

ÇEKİŞME BASKISININ KALKMASI. Yaşamakta olan ya da ortadan kalkmış canlıların çalışılması, soy hatlarının, diğer türler tarafından işgal edilmemiş "ekolojik alan" ya da "boş nişler" gibi ekolojik fırsatların varlığında daha hızlı çeşitlendiğini göstermektedir. Pekçok yalıtılmış ada ya da su kitlesinde, ilk gelen bir kaç türün dölleri çeşitlenerek başka yerlerde farklı canlılar tarafından işgal edilen ekolojik nişleri doldurmuşlardır. Doğu Afrika, Göller Bölgesi (ABD)'de yaşayan siklid balıkları, Hawai Adaları'ndaki nektar kuşları (Drepanidinae spp.) ve Galapagos adalarındaki Darwin'in ispinozları bu tip uyumsal yayılım gösterirler (bkz. Şekil 3.22).

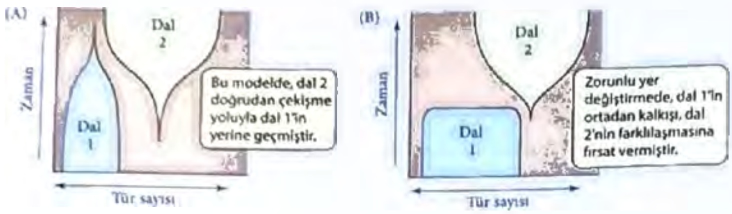
Taksonomik olarak canlı çeşitliliği azalan adalar ve diğer yaşam alanları, sıra dışı yaşam biçimlerinde evrimleşmiş canlılar barındırırlar. Örneğin, nerdeyse tüm güve ve kelebeklerin larvaları otobur olduğu halde; Hawai Adaları'nda yaşayan bir güve cinsinin larvaları (Euphithecia spp.) avcılık için özelleşmiştir (Şekil 7.12: Montgomery 1982). Böyle olağandışı yaşam biçimleri, tür çeşitliliğinin azalmış olduğu yerlerde muhtemelen daha yaygındır. Bunun nedeni yeni yaşam biçimlerine evrimleşmenin ilk dönemlerinde çok sayıda avcı ya da rakip türle karşı karşıya kalmamalarıdır.

Bir canlı grubunun azalması ya da ortadan kalkmasını, ekolojik açıdan benzer bir grubun yayılımının izlediğini gösteren pek çok taşıl kaydı vardır. Örneğin; Kozalaklılar ve diğer gymnospermler; angiospermler (çiçekli bitkiler) çeşitlendikçe azalırken; geç kretase'de kuşların (aves) dahil olduğu dal dışındaki dinozor dallarının yok oluşu ardından memeliler dallanmaya başlamıştır.

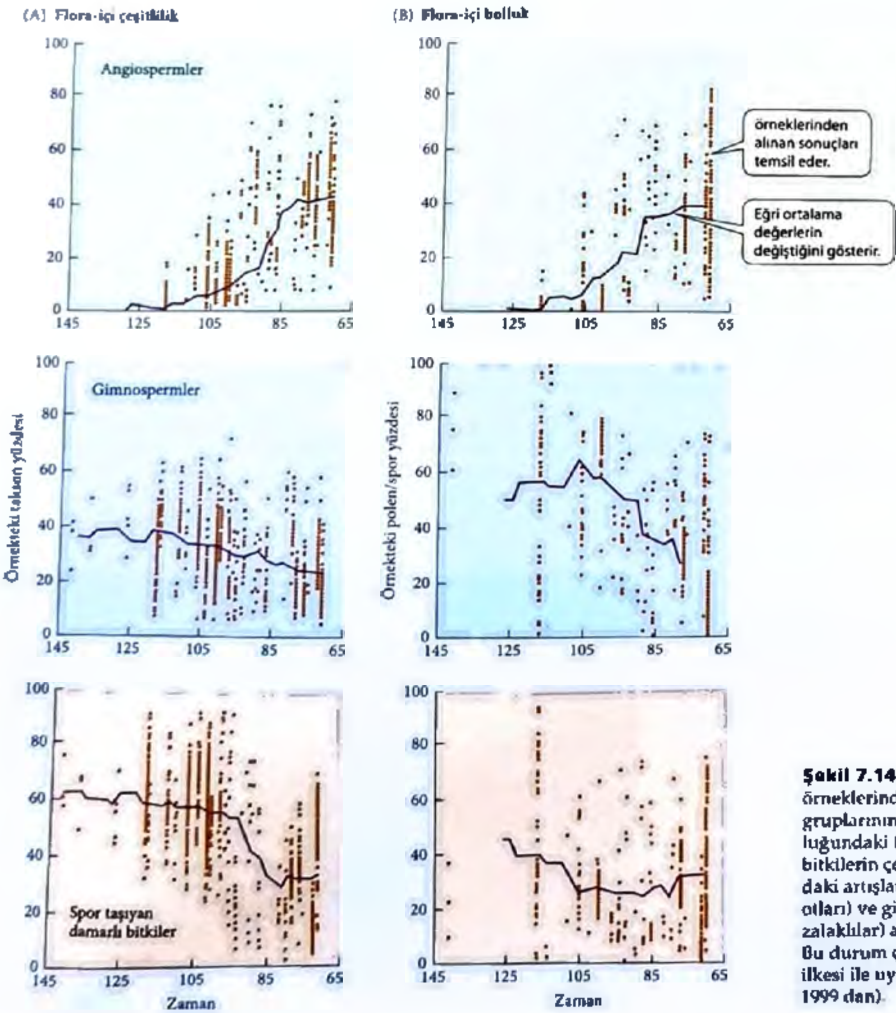
Bu durumla ilgili pekçok hipotez sayılabilir (Benton 1996; Sepkoski 1996a). Hipotezlerden ikisi, iki daldaki türler arası çekişmeyi kapsar. Bir taraftan, önceki grubun sonrakiyle çekişme sonucu yok olması,



Şekil 7.12 Hawai adalarında, olağanüstü uzun bacakları ile Drosophila'yı yakalamış bir avcı larva (Eupithecia). Lepidoptera takımında avcı davranış çok az görülür. (Foto W. P. Mull tarafından. W. P Mull ve S. L. Montgomery'nin izniyle.)



Şekil 7.13 Çekişmede yerinden etme ve yer değiştirme modelleri. Diyagramlarda, dal şeklinin genişliği, tür sayısını temsil etmektedir. (A) Dal 2'deki çeşitlilik artışının, doğrudan çekişme sonucu dışlama yoluyla dal 1'deki türlerin azalmasına neden olduğu çekişmeyle yerinden etme (B). Dal 1'in yok oluşunun dal 2. nin çeşitlenmesine olanak tanıdığı zorunlu yerdeğiştirme, (Sepkoski 1996a'dan).

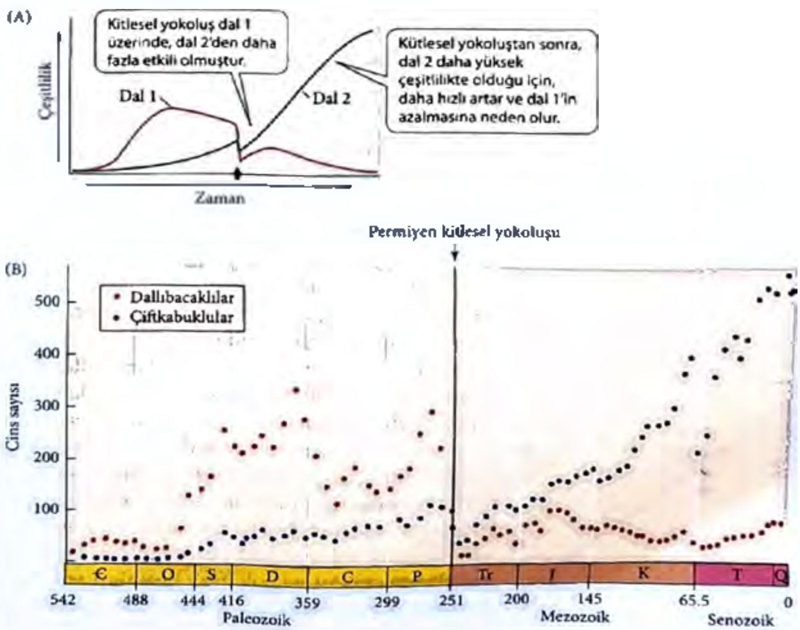


Şekil 7.14 Kretase boyunca taşıl örneklerindeki ana damarlı bitki gruplarının çeşitliliğinde (A) ve bolluğundaki (B) değişiklikler. Çiçekli bitkilerin çeşitlilik ve bolluklarındaki artışlar, sporlu bitkiler (eğrelti otları) ve gimnospermlerdeki (kozalaklılar) azalmalara yansımıştır. Bu durum çekişmede dışlanma ilkesi ile uyumludur (Lupia vd. 1999'dan).

yani **çekişime sonucu dışlanmadır** (Şekil 7.13A). Diğer taraftan, var olan bir takson ekolojik olarak benzer bir taksonun çeşitlenmesini engelleyebilir. Varolan taksonun ortadan kalkışı, ikinci bir taksonun yayılmasına fırsat verecek boş bir ekolojik niş alanı yaratır (Şekil 7.13 B). İkinci takson üstün uyumsal özelliklere sahip olsa bile, çekişme nedeniyle bir önceki taksonun yerini alamayacağını savunan araştırıcılar Rosenzweig ve McCord (1991) tarafından, bu süreç **Var Olan Tür Baskısıyla Dışlanma (Incumbent Displacement)** olarak adlandırılmıştır. Sepkoski (1996a), çekişen iki türün toplumlarındaki birey sayılarının etkilendiği gibi, iki daldaki tür sayısının çekişmeden etkilendiğini matematiksel olarak modellemiştir. Bu lojistik "toplum büyüme " modelinde, iki dalın tür çeşitliliğindeki değişiklikler, hem çekişme sonucu dışlanmayı hem de var olan tür baskısıyla dışlanmayı yansıtmaktadır.

Türler arasındaki çekişmenin, çeşitliliği etkilediğine dair geçerli nedenler vardır (Sepkoski 1996a). Çeşitlilikteki artış hızı, Kambriyende ve kitlesel yok oluşlardan sonra çeşitliliğin olağanüstü düşük olduğu zamanlarda, öteki zaman aralıklarına göre çok daha yüksek olmuştur ve çeşitliliğin oldukça kararlı olduğu (geç Paleozoik) 200 Milyon yıldan uzun süren aralar olmuştur. Fakat çekişmenin, çeşitlilikteki değişiklikleri nasıl etkilediği tartışma konusudur.

Çekişme sonucu dışlanma, göreli olarak seyrek olmuş olabilir (Benton 1996). Eğer, önceki ve sonraki taksonlar aynı yerde ve aynı zamanda yaşamış, aynı kaynakları kullanmış, önceki takson kitlesel yok oluştan çok etkilenmiş ve sonraki taksonun çeşitlilik ve bolluğu diğeri azaldıkça artmıssa, bu yer değiştirme olayı çekişme sonucu dışlanmadır (Lupia vd. 1999). Alan ve ışık için çekişen damarlı bitkiler, Kretase boyunca tam olarak bu durumu yansıttır. Özellikle eğreltiler gibi sporlu bitkiler olan çiçeksiz bitkiler azalırken, çiçekli bitkilerin çeşitlilik ve bollukları bu zamanda artış göstermiştir (Şekil 7.14). Çekişme sonucu dışlanmaya diğer bir örnek, özellikle Permiyen sonu kitlesel yok oluştan sonra çiftkabukluların çeşitliliğindeki büyük artışın, ekolojik olarak onlara benzeyen brachiopodların çeşitliliğindeki azalmayla birlikte ilerlemesidir; bu durum çekişme sonucu dışlanma modeline uymaktadır (Şekil 7.15; Sepkoski 1996a).



Şekil 7.15 Dallıbacaklıların (brachiopoda), çiftkabuklular (bivalve) ile çekişme sonucu olası yer değiştirmesi (A) Çekişen iki daldaki tür sayısının, bir daldaki çeşitliliği diğerinden daha fazla azaltacak şiddetli bir yok oluşa kadar lojistik olarak büyüdüğünü gösteren model. Yok oluş olayından sonra dal 2'eki artış, dal 1'de azalmaya yol açacaktır. (B) Fanerozoik boyunca, her bir jeolojik dönemdeki, dallıbacaklı ve çiftkabuklu cins sayıları. Permiyen-sonu yok oluşu ile azalmış olan dallıbacaklılar daha önceki çeşitliliklerine bir daha hiç ulaşamamışlardır. Bu dönemde çiftkabuklular daha büyük bir hızla artmışlardır. Bu model, değişikliklerin dışlanma ile uyumlu olduğunu gösteren eğri ile gösterilmektedir (Sepkoski 1996 a'dan)



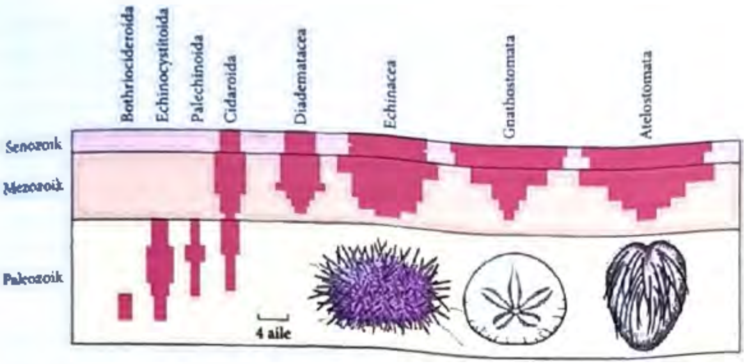
Şekil 7.16 Pleurodiran ve cryptodiran kaplumbağalar, daha önce yaşamış ve sonra ortadan kalkmış olan ampichelydian kaplumbağaların yerini almışlardır. (A) İlk bilinen kaplumbağalar (*Proganochelys quenstedti*, üst Triasik) olan Amphichelydıan'ların iskeletleri yeniden oluşturulmuş, kafalarını korumak için geri çekemedikleri anlaşılmıştır. (B) Yeni Gine yılan boyun kaplumbağası (*Chelodina novaguineae*), pleurodiran kaplumbağa olup, boynunu yanlara bükebilir. (C) Dikenli yumuşak kabuklu kaplumbağa (*Apolone spinifera*), cryptodiran kaplumbağa boynunu dikey hareket ettirerek başını geri çeker (A E. Gaffney'in izniyle, American Museum of Natural History; B © Cliff and Dawn Frith / ANTPhoto.com; C © Wlliam Flaxington)

Var olan tür baskısıyla dışlanma, çekişme sonucu dışlanmadan daha yaygın olmuş olabilir. Plasentalı memelilerin, erken Senozoikte önemli oranda yayılımı, onları çekişme ve avcılıkla baskılayan son dinozorlar (Kuşların dahil olduğu aves dalı dışında) ve diğer büyük sürüngenlerin K/T sınırı kitlesel yok oluşunda ortadan kalkmalarına neden olmuş olabilir.

Belki, yinelenen yer değiştirmelerden daha iyi kanıtlar sağlanabilir. Örneğin; Kaplumbağaların köken aldıkları amphichelydianlar kafalarını ve boyunlarını geri çekemiyorlardı (Şekil 7.16). Boyunlarını kabuklarının altına ya da içine çekerek koruyan modern kaplumbağalar, özellikle K/T sınırı kitlesel yok oluş süreci boyunca, dünyanın çeşitli yerlerinde 4–5 kez amphichelydianların yerine geçmişlerdir. Modern kaplumbağalar, amphychelydianlar tamamen yok oluncaya kadar belirgin olarak yayılamamışlardır. Modern kaplumbağaların, amphychelydianların yerini almasının farklı yerlerde ve zamanlarda paralel oluşu; çekişme baskısın kalkması sonucu olduğunu göstermektedir (Rosenzweig ve McCord 1991).

EKOLOJİK AYRILMA. **Anahtar uyarlanma** (adaptasyon), bir canlının, genellikle yeni bir kaynak kullanarak ya da yaşam alanına girerek, yeni bir ekolojik nişi tamamen işgal etmesini sağlayacak bir uyarlanmadır. Bu terim, genellikle uyarlanmanın bir grubun çeşitlenmesine fırsat verdiğini açıklamaktadır. Grup, benzer ekolojik nişleri içeren bir **uyumsal bölge**yi işgal edebilir. Örneğin; gece yaşayan, böcek yiyen yarasa ve meyve yiyen yarasa türleri, gündüz yaşayan böcek ve meyve yiyen kuşlardan farklı olan iki uyumsal bölgeyi işgal ederler. **Ekolojik alan** terimi kabaca, uyumsal bölgeler kümesi anlamındadır.

Yeni kaynakları ya da habitatları kullanabilme yeteneğinin evrimi, zaman içinde mutlaka çeşitliliğin artışına önemli katkılarda bulunmuştur (Niklas vd., 1983; Bmbach 1985). Örneğin, Deniz kestanelerine ait (Echinoidae), üç takımda çeşitlilik erken Mesozoikten başlayarak büyük oranda artış göstermiştir (Şekil 7.17). Echinacea takımı, daha çok çeşitli besinle beslenebilmesini sağlayacak güçlü çeneler evrimleştirmiştir; Atelostomata ve Gnathostomata organik tortulların ince parçacıklarıyla beslenebilmelerini sağlayacak şekilde, kumu kazmaya özelleşmişlerdir. Yaşam alanı ve besinde bu önemli değişime fırsat veren anahtar uyarlanmalar, yassılaşmış vücut ve çok ufak besinleri yakalayıp ağıza transfer edebilecek şekilde özelleşmiş tüp bacakları kapsar. Fanerozoik boyunca, deniz hayvanlarının çeşit-



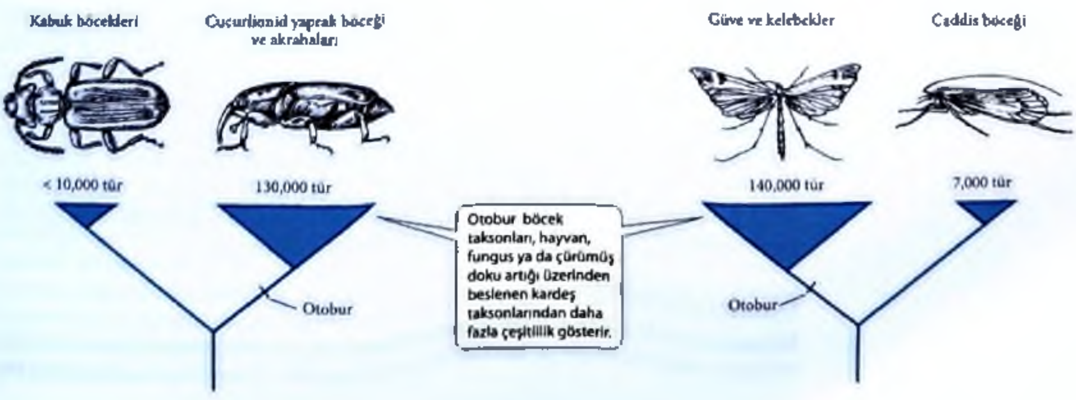
Şekil 7.17 Mezozoik ve Senozoik'te, Echinoid çeşitliliği, büyük olasılıkla metinde anlatılan anahtar uyarlanmalara bağlı olarak artmıştır. Echinacea, Gnathostomata, Atelostomata takımlarının çeşitliliğindeki artışlar, echinoidlerin çeşitliliğini artırmıştır. Her grubun simetrik profilinin genişliği, ard arda gelen zamanlardaki aile sayısını temsil etmektedir (Bambach 1985'den).

liliğindeki artışın tarihi, Atelostomatada olduğu gibi evrimsel yenilikler ile yeni ekolojik alanların işgalindeki artışlarla açıklanabilir (Bambach 1975). Yeni yaşam alanları, yeni beslenme alışkanlıkları, kurbağa, yılan ve kuşlarda olduğu gibi tetrapod ailelerindeki çeşitlenmeleri açıklar (Benton 1996).

Atelostomata'daki gibi, bir soy hattındaki çeşitlenme anahtar bir uyarlanmaya bağlanabilirse de, bunu tek bir örnek olayla gösterebilmek oldukça zordur, zira çeşitlilik daha başka nedenlere de bağlıdır. Çeşitlenme hızının, pek çok farklı dal içinde bağımsız olarak evrimleşmiş bir özellikle bağlantısı olduğu gösterilirse daha güçlü kanıtlar sağlanabilir. Bu tip testler yaşayan canlılara uygulanmıştır. Yeni özellikleri olan dal sayısının çeşitliliği, atasal özellik yapısını koruyan kardeş grupların çeşitliliği kıyaslanabilir. Aynı yaştaki kardeş taksonlarda, tür sayısının farklılığı, yaşa değil çeşitlenme hızındaki farklılığa bağlı olmalıdır. Eğer benzeştirici şekilde evrimleşmiş özellik yüksek çeşitlilik ile tutarlı bir şekilde olsaydı; daha yüksek çeşitlilik hızına neden olduğu hipotezi kanıtlanabilirdi.

Charles Mitter vd. (Mitter vd., 1998; Farrell vd., 1991); bu yöntemi **"Yinelenmiş kardeş takson karşılaştırması"** diye adlandırarak otobur böceklere ve bitkilere uyguladılar. Yeşil bitkilerin vejetatif dokuları üzerinde beslenme alışkanlığı, böceklerde genelde avcı ya da çürükçül atalarından sonra, en azından 50 kez evrimleşmiştir. Filogenetik çalışmalar 13 otobur dalın otobur olmayan kardeş grubunu tanımlamışlardır. Bunlardan 11 tanesi, kardeş grubundan daha fazla tür sayısına sahiptir (Şekil 7.18). Bu önemli bağlantı, otobur uyarlanma bölgesine girişin çeşitlenmeyi hızlandırdığı hipotezini desteklemektedir. Aynı araştırmacılar, daha sonra, her ikisi de otobur böceklerin saldırısına karşı evrimleşmiş reçine (çamlarda) ve lateks (ipek otlarında) salgılayan 16 bitki dalındaki tür çeşitliliğini incelemişlerdir. Onüç dalda da, lateks ve reçine salgılamayan kardeş dallara göre daha fazla tür vardır. Bu koruyucu özellikler, çeşitlenmeyi desteklemiş olabilirler.

Şekil 7.18 Otobur böcek dallarında, yinelenen iki kardeş grubun, hayvan, fungus ya da çürümüş doku artığı üzerinden beslenen kardeş dalları ile karşılaştırılması (Mitter vd., 1988'den)



Modern canlılar üzerindeki çalışmalardan, çeşitliliğin kaynak kullanımındaki ince farklılıklarla aralarındaki çekişmeyi azaltan türlerde daha fazla olduğunu görürüz. Örneğin bir adada birlikte yaşayan Anole kertenkeleleri (Anolis spp.), birbirlerinden ayrı mikrohabitatlarda dolaşırlar (bkz. Şekil 6.21). Bazı Paleontologlar, nişlerin alt bölümlerinin zamanla arttığını söylerler, çünkü yerel birliklerin varlığını kanıtlayan taşıl kalıntılar sonraki dönemlerde önceki jeolojik dönemlere göre daha fazla tür içerirler (Benton 1990). Tür sayısındaki artış temel gelişme biçimleri ya da uyarlanma bölgelerinin çeşitliliğindeki artıştan daha fazla gibi görünmektedir; gittikçe artan tür sayısı, benzer kaynakların daha uygun şekilde paylaşımı ile birlikte gitmektedir.

BİRLİKTE EVRİM. Türler arası etkileşimlerin çeşitli biçimlerde, çeşitliliğin evrimine katkı yaptığı düşünülmektedir. Türler diğer türler için kaynak görevi görürler, öyle ki bir grup türün çeşitlenmesi diğer grupların çeşitlenmesini arttırabilir. Örn. 700'den fazla incir türünden herbirisi, tozlaşmasını sağlayan yaban arısı türü için tek kaynaktır, diğer taraftan yaban arıları da yine türe özgü nematodlar tarafından parazitlenmektedir.

Avcı ve avlarının birlikte evrimi de çeşitliliğin artmasına neden olabilir. Mezozoik dönemde deniz hayvanlarında hem avcı hem de avların taksonomik ve morfolojik çeşitliliklerinde büyük artışlar olmuştur (Vermeij 1987). Krustase ve balıklar, yumuşakça kabuklarını ezip parçalayacak yollar evrimleştirmişler, yumuşakçalar da yeni avcılarına karşı dikenler ve daha kalın kabuk gibi savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir (bkz. Şekil 17.10).

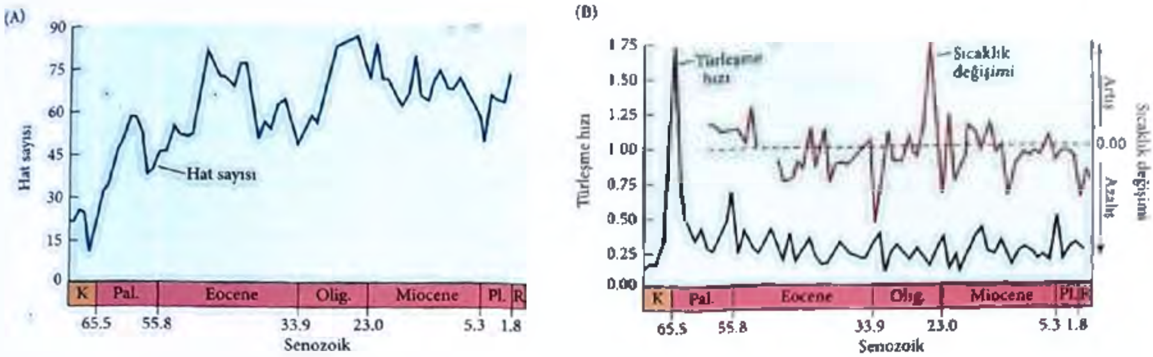
BÖLGESELLİK. Yeryüzü canlı varlığının coğrafi bölgeler arasındaki paylaşım derecesi, **bölgesellik** olarak adlandırılır. Hayvan veya bitki varlıkları açısından bölgeler çok sayıda, ayırdedici ve yerel taksonlara sahiptir (bkz. Bölüm 6). Günümüz dünyasının hayvan ve bitki varlığı, geçmişte olduğundan daha fazla bölgeye ayrılmıştır. Mezozoik ve Senozoik'in büyük bir bölümünde, taksonlarda kozmopolit bir dağılımdan daha yerel bir dağılıma doğru eğilim söz konusudur. Bu durum, birçok taşılbilimci tarafından bu dönemde global çeşitlilikteki artışın en önemli nedenlerinden biri olarak düşünülmektedir (Valentine vd., 1978; Signor 1990).

Deniz hayvanları arasında, hayvan varlığına göre ayrılmış bölgelerin sayısı, Paleozoik boyunca nisbeten düşük olup, erken Trias'ta tüm zamanların en düşüğü olmuştur. Permiyen sonu kitlesel yok oluşa kadar yaşamını sürdürmüş yüksek taksonların çoğu büyük oranda kozmopolittir, öyle ki paleontologlar o zaman için yalnızca tek bir bölgeden söz ederler. Jurase ve Kretase boyunca, özellikle Tersiyer de, deniz hayvanları, Atlantik ve Pasifik bölgelerinde, gittikçe artan sayıda yeni bölgelere dağılmışlardır. Karasal omurgalılar arasında da benzer şekilde, geç Mezozoik ve Senozoik'te her bir ana kara kütlesinde belirli bir fauna gelişmiştir, dinozorların ve diğer mezozoik grupların enlemlere yayılan geniş dağılımları bugünkü omurgalıların çok daha dar olan enlemsel dağılım aralıklarına yol vermiştir.

Kara kütlelerinin dağılımında tektonik süreçlere bağlı değişimler, bu eğilimin temel nedenidir. Trias'ta Pangaea'nın kırılmasından sonra, kara kütleleri yeryüzü tarihinde ilk kez, hemen hemen tüm enlemleri kapsayan yayılım alanı boyunca kutuptan kutuba düzenlenmiştir. Kıtaların bu yerleşimi, iki ayrı okyanus sistemi yaratmıştır, Hindistan-Pasifik ve Atlantik ve yine enlemlere göre daha önce hiç görülmemiş güçlü bir sıcaklık farkı yaratan bir okyanus dolaşım sistemi oluşmuştur (Valentine vd., 1978). Bu şekilde sadece ortam çeşitliliği artmamış, kara kütlelerininin parçalanması, farklılaştırıcı evrime de yol açmış ve çeşitlilikte olumsuz etki yapan çekişme ve avlanma ile türlerin azalmasını önlemiştir.

Çevresel değişikliğin rolü

İklimsel değişiklikler ve diğer çevresel etkenlerin, türlerin ortaya çıkış ve yok oluş hızlarını etkilemiş olma yolları çeşitli ve karmaşıktır. İklimdeki önemli değişiklik-



Şekil 7.19 Kuzey Amerika'da, Senozoik memelilerinin taksonomik çeşitliliğindeki değişiklikler (A) Çeşitliliğin tahmini tarihi (B) Yeni soy hatlarının (siyah eğri) ortaya çıkış hızındaki dalgalanmalar, sıcaklıktaki (kırmızı eğri) eşzamanlı değişikliklerle kıyaslanmıştır. Bazı çakışmalar görülmekle birlikte, sıcaklıktaki değişimler, ortaya çıkış oranı ile ilişkili görülmemektedir (A). (Alroy vd., 2000'den)

ler, yok oluşlardaki artışla vejetasyon tipleri ve yaşam alanlarının dağılımlarındaki değişimlerle ilişkilendirilmiştir. Bunlar da sırasıyla çoğu zaman çeşitliliğin artmasına yol açan taksonların dağılımlarında ana değişikliklere yardımcı olur (Rothschild ve Lister, 2003). Böyle zamanlarda yeni uyarlanmalarla yeni taksonların ortaya çıkışı, iklimsel degisikliklerin kendisinden çok bu biyotik degişikliklerden kaynaklanabilir. Örneğin; Yaklaşık 40–50 milyon yıl önce, orta-eosende iklimin daha serin ve kuru olması nedeniyle ılıman bölgenin büyük bir kısmında, subtropikal ormanların yerini savanlar kaplamış; büyük otoburlar artarken primat ve diğer ağaçta yaşayan memelilerin çeşitliliği azalmıştır (Janis 1993). Tersiyer boyunca memelilerin ortaya çıkış ve yok oluş oranlarındaki değişiklikler tamamen sıcaklık değişimleri ile bağlantılı değildir (Şekil 7.19). Çeşitliliğin evriminde, anahtar yenilikler ve biyotik etkileşimler gibi diğer etkenlere göre iklim değişikliğinin önemi aydınlatılmayı beklemektedir (Alroy vd., 2000).

Biyoçeşitliliğin Geleceği

Görüldüğü üzere, çekişme gibi çeşitliliğe bağımlı etkenler çeşitlilikte bir denge durumu yaratma eğiliminde olabilir. Gerçekten, çeşitlilik, yeryüzü tarihinde birçok kez uzun süreli bir plato ya da denge düzeyine ulaşmış görünmektedir. Buna rağmen, hem deniz hem de kara hayvanlarındaki çeşitlilik, Triaseden Pliosene müthiş bir şekilde, oldukça düzgün bir artış göstermiştir. Bu gözlemler birbiriyle çelişir görüntüsü verse de, böyle olmak zorunda değildir. Koşullar değiştiğinde sistem bir denge durumundan bir başkasına geçebilir. En azından üç değişiklik, canlıların koşullarını değiştirmiştir. Bunlardan birincisi, **bölgeselliği** artıran fiziksel çevredeki değişikliklerdir. İkincisi, daha önceki taksonlardan farklı olan yeni çekişme ve diğer ilişki biçimleri sonucu farklı bir denge konumu oluşturacak olan kitlesel yok oluşlardan sonra ortaya çıkan baskın taksonlardır. Örneğin, büyük otobur ve etoburlardaki çeşitlilik memeliler ve dinozorlarla aynı olmayacaktır. Üçüncüsü, canlıların çeşitliliği, acaba en yüksek değerine ulaşmış mıdır? Büyük olasılıkla hayır. En iyi kayıtların olduğu sucul hayvan çeşitliliği, Pliosende en yüksek düzeye ulaşmıştır (Sepkoski, 1996b). O zamandan bu yana çeşitliliğin plato düzeyine gelip gelmediğini söylemek için henüz çok erkendir. Biyolojik çeşitliliğin gelecekte izleyeceği yol ne olursa olsun, görünebilen gelecekte insanın egemenliği tarafından olumsuz anlamda değiştirilmiş görünmektedir. Yeni bir kitlesel yok oluş dönemini başlatmış bulunuyoruz (Kutu A). Hızlı ve etkili önlemler almadıkça, bu muhteşem çeşitliliğin çoğu, bir başka meteorun dünyaya çarpması sonucu ortadan kalkacak gibi görünmektedir.

KUTU 7A Gelecek Kitlesel Yok Oluş: Günümüzde Yaşanıyor

Geçmişteki kitlesel yok oluşların hiçbirisi tek bir türün etkisi ile olmamıştır. Bugün yaşanan durum ise böyledir. Gelecek birkaç yüzyıl içinde, çeşitlilik daha önce hiç görülmediği kadar hızlı bir şekilde kaybolacaktır.

Yeryüzü biyolojik çeşitliliği üzerindeki insan tehdidi, insanın güçlü teknolojisi ve nüfus artışı nedeniyle her zamankinden daha fazladır. Bu tehdit, 2004 yılı itibari ile 6.4 milyara ulaşan ve yılda tahmini olarak 76 milyon artan insan nüfusunun üstel büyümesi sonucu sürekli olarak artmaktadır. Birey başına nüfus artışı, tropik ve alt-tropiklerdeki gelişmekte olan ülkelerde en yüksektir. Oysa, çevreye birey başına verilen zarar, sanayisi gelişmiş ülkelerde daha yüksektir. Örneğin ortalama bir Amerikalı, Kenya'lıya kıyasla çevre üzerinde 140 kat daha fazla baskı yaratır, çünkü; Amerika, tüm dünyada üretilen kaynakları ve enerjiyi hovardaca tüketmiştir. Biyolojik çeşitlilik üzerinde hoyratça işletilen madenler ve denizlerin petrolle kirletilmesinden, böcek ilaçlarına ve küresel ısınmaya neden olan sera gazlarının üretimine dek gelişmiş sanayileri olan ülkelerin büyük etkileri vardır.

Bazı türler avcılık ve aşırı avlanma baskısı ile bazı türler ise insan türünün yeni alanları istilası nedeniyle tehdit altındadır. Fakat şimdiye dek, yok oluşun en önemli nedeni yaşam alanı kaybıdır. Bu yüzden Kuzey Amerika tatlısu balıklarının % 29'u yok olmuş ya da yok olma tehdidi altında olup, dünya kuş türlerinin % 10 kadarı da Uluslararası Kuş Koruma Konsey'i tarafından tehdit altında olan türler olarak değerlendirilmektedir.

Büyük olasılıkla tropik yağmur ormanlarında kaybolan tür sayısı en yüksektir ve tropik yağmur ormanları gittikçe artan bir hızla harap olmaktadır. O.Wilson (1992)'ın dediği gibi, "1989 yılı yağmur ormanları Amerika Birleşik Devletlerinin 48 eyaleti kadar bir alanı işgal etmişken, her yıl Florida eyaleti kadar azalmaktadır." Bazı yazarlara göre, yeryüzündeki tür miktarının % 5-10 kadarına sahip olan yağmur ormanlarındaki türlerin, % 10-25 kadarının gelecek 30 yıl içinde yok olacaktır. Bu sayıya zengin mercan resiflerindeki türlerin kaybı, diğer sucul yaşam alanlarındaki kirlilik ve Madagaskar ve Güney Afrika Cape Province gibi, çok sayıda bölgeye özgü türü barındıran yerlerdeki habitat kayıpları da eklenmelidir.

Uzun dönemde, biyoçeşitlilik üzerindeki en büyük tehdit, taşıl yakıtların aşırı kullanımı ve CO_2 ve diğer sera gazlarının üretimi sonucu oluşan küresel ısınma olabilir. İklim değişiklikleri farklı bölgeleri farklı etkilemesine karşın (bazı yerler şu an bile sıcaklık artışından zarar görmektedir), kar örtüsü, buzullar ve kutup bölgesi buzulları hızla azalmakta, bazı tropik alanlarda kuraklık belirtileri görülmektedir. Bu değişiklikler, geçmişteki değişikliklerden çok daha hızlı seyretmektedir. Bazı türler genetik değişikliklerle duruma uyum gösterebilirse de, şimdiden pek çok türün dağılım alanlarını değiştireceği yönünde kanıtlar vardır. Dağların doruklarında ya da kutuplarda yaşayan türler için böyle değişiklikler zor ya da imkansızdır. Pek çok diğer türün de yaşam alanları ve yaşam alanları arasındaki koridorların tahrip olması nedeniyle dağılım alanlarını değiştirmesi olanaksız görünmektedir. Isınma hızları ve türlerin yayılım yeteneklerine ilişkin çeşitli senaryolara dayalı bilgisayar benzetimlerine göre, gelecek 50 yıl içinde % 18-35 kadar tür yok olmaya doğru gidecektir- yani geriye dönüşün olmadığı bir noktaya geleceklerdir (Thomas vd., 2004).

Geçmişte de kitlesel yok oluşlar doğal olarak olmuş ise, niye bu kadar sorun yapıyoruz? İnsanlar bu soruya faydacılıktan, estetik ve ruhani bakış açılarına kadar farklı yaklaşımlarla farklı yanıtlar vermektedir Bazıları, beslendiğimiz, baharat olarak kullandığımız ya da ilaç yapımında kullandığımız binlerce türe dikkat çekerler. Bazıları ekoturizmin ekonomik değerine ve kuş gözleminin önemine değinirler. Biyologlar, binlerce türün zararlıların kontrolünde yararlı olabileceğini ya da tıbbi bileşiklerin kaynağı olabileceklerini hatta endüstriyel değerini tartışacaklardır. Omurgalılar ve damarlı bitkiler gibi çok iyi bilinen birkaç tür dışında, pek çok tür hâlâ tanımlanmamıştır, çok daha azı ekolojik ve olası sosyal değerleri için çalışılmıştır.

Biyoçeşitliliği korumanın mantığı tamamen faydacılık değildir. Kitabın yazarı dahil, pek çok kişi gelecek kuşakların kaplanlardan, deniz kaplumbağalarından ve parlak renkli papağanlardan yoksun kalacağı düşüncesine katlanamaz. Milyonlarca kişi bozulmamış bir doğa içinde, kendini yeniden doğmuş gibi hisseder, hatta bazıları, dünyayı paylaştığımız türlerin yok oluşlarına neden olmamızı evrenin düzeni içerisinde adaletsiz olarak görür.

Koruma gittikçe daha karmaşık bir konu olmaktadır; yalnızca türler için kaygılanmanın yanı sıra yaşamları çevreye bağımlı olan insanları anlamayı da gerektirir. Sadece biyolojiyi anlamayı değil, yerel ekonomiyi, politikayı, kadının toplumdaki yerinden, dünya insanlarının ve hükümetlerinin seçiciliği savunan batı fikirlerine karşı olan tepkilerine kadar uzanan sosyal konuları da anlamayı gerektirir. Koruma çalışmalarına giren herhangi bir kişi bu karmaşık durumla başetmek durumundadır. Yine de az da olsa yapılabilecek bir şeyler vardır. Daha az atık üretmeyi deneyebiliriz, en önemli sorun olan nüfus artışını azaltmak için insanları eğitebiliriz, koruma organizasyonlarını destekleyebiliriz, çevre bilinci olan işyerlerini himaye edebiliriz, çevresel konulara karşı tetikte olabiliriz, her düzeyde seçilmiş politikacılarla bağlantı içinde olabiliriz. Bilgili yurttaşların yapacakları birkaç eylem bile yeri geldiğinde önemli olabilir.

Özet

1. Taşıl kayıtlarda çeşitlilik analizleri, kayıtların eksikliğinden kaynaklanan yanılmaları düzeltecek işlemleri gerektirmektedir.
2. İskeletli deniz hayvanlarına ait kayıtlar, çeşitlilikte, Kambriyen başında çok hızlı bir artışın olduğunu, daha sonra Paleozoikin üçte ikisi kadar süren bir dengeye doğru yavaş bir artış izlendiğini, Permiyen sonunda kitlesel bir yok oluş, Mezozoik ile başlayan, Senezoikte aralıklarla hızlanan bir artış olduğunu göstermektedir.
3. Arka plan yok oluş hızı (kitlesel yok oluşlar arasında), Fanerozoik boyunca azalıyor gibi görünmektedir. Belki de özellikle yok olmaya eğilimli daha yüksek taksonlar, daha önce yok olmuşlardır.
4. Birkaç önemli yok oluşa ilave olarak, Ordovisiyen, Devonien, Permiyen, Triassik ve Kretase sonlarında, 5 büyük kitlesel yok oluş yaşanmıştır. Kretase sonundaki büyük dünya dışı etken, karasal dinozorların da dahil olduğu çok sayıda taksonun ortadan kalkmasına neden olmuştur. Hepsinden farklı olan Permiyen sonu yok oluşun nedeni bilinmese de, çok büyük miktarlarda salınan volkanik lavların başlattığı korkunç küresel ısınma döneminin sonucu olmuş olabilir.
5. "Normal" koşullara uyumdan ziyade, geniş coğrafi ve ekolojik dağılımlar, taksonların kitlesel yok oluşa doğru gidişlerini artırmıştır. Soy hatlarının farklılaşması büyük olasılıkla benzer uyumsal bölgeleri işgal etmiş olan önceki taksonların ortadan kalkışından kaynaklanmıştır. Yeni farklılaşmış gruplar diğer taksonları bazen doğrudan çekişme ile dışlayabilir ya da daha sıklıkla, yok oluşlarından sonra diğer türlerin çeşitlenmesini baskılayan türlerin yerini alabilir.
6. Zaman içinde çeşitlilik artışı boş ya da kullanılmakta olan ekolojik nişlere ("ekolojik alan"), genelde anahtar uyarlanmaların evrimi sonucunda, Mezozoik ve Senozoik'te karasal kütlelerin ayrımı ile bölgeselliğin artışı (canlı varlığının, değişik coğrafi alanlarda farklılaşması) ve iklimdeki çeşitliliğin gelişimi ile olmuştur
7. Taksonlardaki yok oluş ve ortaya çıkış hızları, çeşitliliğe bağlıdır. Bu gözlemler çeşitliliğin bir dengeye eğilimi olduğunu ortaya koyar. Bununla birlikte, bir denge, jeolojik zamanlar boyunca, iklimsel değişimler ve kıtaların farklı duzenlenmesi, canlıların yaşam alanları ve kaynakları kullanmanın yeni yollarını evrimleştirmesi nedenleriyle değişebilir.
8. Bundan sonraki kitlesel yok oluş, belki de günümüzde şimdiye kadar görülmemiş bir hızla başlamış durumdadır.

Terimler ve Kavramlar

anahtar uyarlanma
arka plan yok oluşu
biyolojik çeşitlilik
bölgesellik
çekişmeye bağlı dışlanma
çeşitlenme hızı
çeşitliliğe bağlı etken
dönüşüm
ekolojik alan
kütlesel yok oluş
Kızıl Ece hipotezi
lojistik büyüme
uyumsal bölge
üstel büyüme
varolan tür baskısıyla dışlanma
yakın geçmiş yanılgısı
yoğunluğa bağımlı etken

İleri Okuma Önerileri

Çeşitliliğin yararlı ve kısa derlemeleri P. W. Signor'un ("The geological history of diversity," *Annual Review of ecology and Systematics* 21: 509-539, 1990) ve M. J. Benton'un ("Diversification and extincton of in the history of life," Science 268:52-58, 1995) makalelerini kapsar. J. W. Valentine (editör), *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in microevolution* (Princeton University Press, 1985) ve D. J: Jablonsky vd. (editörler), *Evolutionary paleobiology* (University of Chicago Press, 1996) ise bu alandaki çalışmaları özetleyen kitaplardır.

Bir çok canlı grubunun çeşitlenmesi, P. D. Taylor ve G. P. Larwod (Eds.), *Major evolutionary radiations* (Claredon Press, Oxford, 1990)'de işlenmiştir. Kitlesel yok oluşlar A. Hallam ve P. B. Wignall'ın *Mass extinctions and their aftermath* (Oxford University Press; 1996) ve M. J. Benton'un *When life nearly died: the greatest mass extinctions of all time* (Thames & Hudson, New York, 2003)'un konusudur.

Biyoçeşitliliğin geleceği hakkında derin ve bilgilendirici bir çalışma E. O. Wilson'un *Yaşamın çeşitliliği* (W. W. Norton, New York, 1999) adlı kitapta bulunabilir. Aynı konu, editörlüğünü G. K. Meffe ve C. R. Carrol'un yaptığı *Principle of conversation biology* (Sinauer Associates, Sunderland, MA., 1997)'de daha akademik olarak tartışılmaktadır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Yüksek bir taksondaki özelleşme hızı ve çeşitlenme hızı arasındaki farkı açıklayınız. Taksonda bulunan tür sayısı, özelleşme hızı ve çeşitlenme hızı arasındaki olası ilişkiler nelerdir?
2. Yok olan tür sayıları açısından taksonlar arasındaki farklılıkları hangi etmenler etkilemiş olabilir. Gözlenen farklılıktan gerçekten sorumlu olabilecek etmenleri belirleyecek yöntemler öneriniz.
3. Ehrlich ve Raven (1964) bitkilerle birlikte evriminin, otobur böceklerdeki zengin çeşitliliğin ana nedeni olduğunu önermişler; Mitter vd. (1988), otoburluğun evriminin böcek çeşitliliğindeki artışla ilişkili olduğuna dair kanıtlar sunmuşlardır. Bununla birlikte, taşıl kayıtlarında raslanan böcek ailelerindeki artış, çiçekli bitkilerdeki çeşitlenme patlaması ile hızlanmamıştır (Labandeira ve Sepkoski, 1993). Bu tartışma ile ilgili hipotezler öneriniz ve hipotezlerinizi test ediniz.
4. Zaman içinde, tür sayılarında artışa katkıda bulunabilen bir etken, kaynak kullanımında artan özelleşmenin evrimidir; kaynakların daha iyi paylaşılmasıyla daha fazla tür birarada olacaktır. Taşıl ya da ortadan kalkmış canlıları kullanarak, bir dalın evrimsel zaman geçtikte daha fazla özelleşmiş türlerden oluşacağı hipotezini nasıl kanıtlayacağınızı tartışınız.
5. Deniz omurgasızlarının birkaç filumunda, yeni takımlar olarak sınıflandırılan soy hatları ilk kez sığ sularda taşıl kayıtlarında görülmüş, daha sonraları derin deniz ortamlarından kaydedilmişlerdir (Jablonski ve Bottjer, 1990). Bu durumu açıklayınız? (Not: şimdiye dek hiç kimse tam bir açıklama getirmediğinden hayal gücünüzü kullanınız).
6. Küresel ısınmanın biyolojik çeşitlilik üzerindeki olası etkileri neler olabilir? Farklı coğrafi alanlardaki iklim değişikliklerini, deniz düzeyindeki ve türlerin coğrafi alanlarındaki değişiklikleri, türlerin çevresel değişikliklere gösterdiği uyum ve yok oluşun olası nedenlerini düşününüz (bkz. Walther vd., 2002; Parmesan ve Yohe, 2003).

Kalıtsal Çeşitliliğin Kökeni

8



İnsan kromozomları. Bu taramalı elektron mikroskobu fotoğrafı kopyalanmadan sonra sentromerlerde birleşmiş özdeş kromatit çiftleri ile insan kromozomlarını göstermektedir. Her kromozomdaki binlerce genin mutasyonu ve yenidenbirleşimi evrimsel değişimin temelidir. Foto © Andrew Syred / Foto Araştırmacıları, Inc.)

Bilim tarihinin dönüm noktalarından biri Şubat 2001 de insan genomunun tam dizi taslaklarının biri Uluslararası İnsan Genomu Dizileme Kurulu (2001) ve diğeri özel bir şirket (Venter vd. 2001) tarafından eşzamanlı yayınlanmasıdır. Taslak dizide hala pek çok boşluk var, ve dizide görülen genlerin büyük çoğunluğunun işlevleri bilinmiyor. Bununla birlikte ön değerlendirmeler insan genomu ve onun evrimsel tarihine derin bir anlayış sağlıyor.

Tam DNA dizisi yüzden fazla türün genomu için saptandı. Bu türler *Arabidopsis thaliana* (kimi zaman hardal otu denilen), sirke sineği *Drosophila melanogaster*, nematod kurdu *Caenorhabditis elegans*, maya *Saccharomyces cerevisiae*, ve *Escherichia coli* bakterisi ile birlikte bir miktar bakteri, arkebakteri ve virüsleri kapsıyor. Bu diziler arasındaki karşılaştırmalar evrimin süreçleri ve tarihine dair benzeri görülmemiş bilgiler sağlayacak. Bu diziler arasındaki ayrımların nasıl ortaya çıktığını ve böylece canlılar arasındaki farkların nasıl evrimleştiğini anlamak için mutasyon süreciyle başlamalıyız.

Her birimiz DNA'mızı anababalarımızınkinden farklı kılan en az 300 yeni mutasyonla doğar. Özellikle aynı alelli (homozigot) ise en azından bu mutasyonlardan bir ya da ikisi potansiyel olarak zararlıdır. Mutasyona uğramış biçimlerinde kalıtımsal hastalıklara ya da bozukluklara yol açan en az 4500 insan geni tanımlanmıştır. Yakın gelecekte böyle daha binlerce gen tanımlanacaktır.

Bu mutasyonun karanlık yüzüdür. Buna tekrar değineceğiz, ancak bu bölüm daha çok mutasyonun evrimde oynadığı olumlu rol ile ilgili. Her gen, DNA'daki her çeşitlilik, türlerin her kendine ait özelliği, her tür, varlığını mutasyon süreçlerine borçludur. Mutasyon, arabanın deposundaki benzinin onun hareket etmesinin nedeni olmasından daha çok evrimin nedeni değildir. Ancak evrimin gereken, olmazsa olmaz bileşenidir, tıpkı benzinin yolda ilerlemek için yeterli olmamasına karşın, gerekli olması gibi. Mutasyonun temel rolü, onu, evrimin nedenlerini çözümlemede mantıklı bir çıkış noktası yapar.

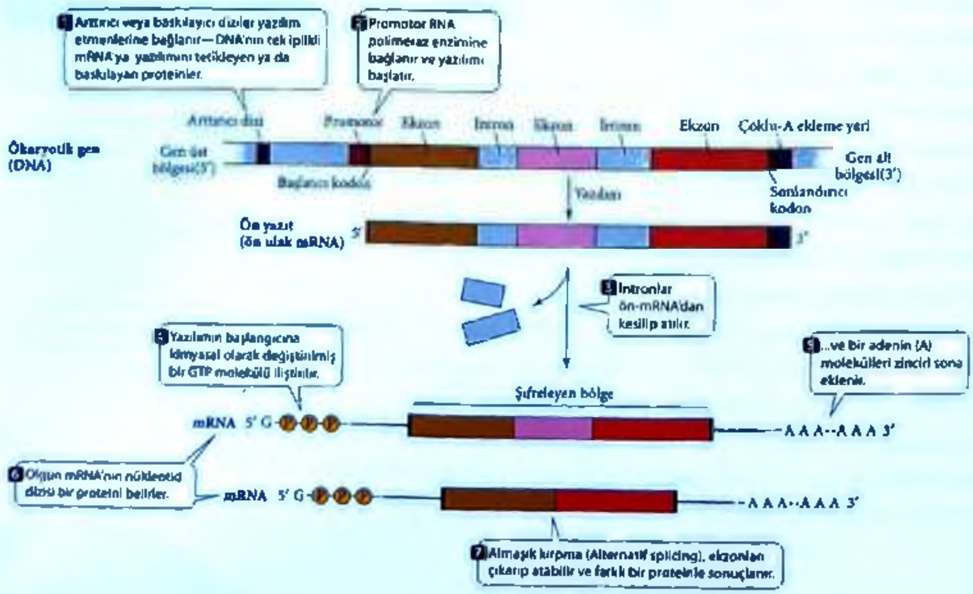
Genler ve Genomlar

Mutasyonu moleküler düzeyde açıklayarak başlayacağız, ancak bu kalıtsal maddenin ve organizasyonunun kısaca yeniden gözden geçirilmesini gerektiriyor.

Kalıtsal maddenin RNA (ribonükleik asit) olduğu belirli virüsler dışında canlıların genomları, her biri bir pürin (adenin-A, guanin-G) ve bir pirimidin (timin-T, sitozin-C) içeren nükleotid baz çiftlerinden (bç) yapılı dizilerden meydana gelen DNAdan oluşur. *Drosophila melanogaster*'in bir haploid (gametik) genomunda yaklaşık 1.5×10^8 bç, ve insanınkinde 3.2×10^9 bç (3.2 milyar) vardır. Bununla birlikte DNA'nın içeriği canlılar arasında önemli oranda değişir: yüz kattan fazla farklılık gösterir, örneğin semender türleri arasında, bazıları insan DNA'sının yüz katından fazladır. Tek hücreli protist *Amoeba dubia*'nın genomu insan genomunun 200 katı büyüklüğündedir!

Her bir kromozom farklı kısımları farklı genlerden oluşan, tek, uzun ve çoğu zaman sıkıca dolanmış bir DNA molekülü taşır. **Gen** terimi genellikle RNA'ya yazılımlanan bir dizi ile onun yazılımını düzenlemede rol oynayan ve yazılımlanmayan bölgeleri ifade eder. **Lokus** sözcüğü ise teknik olarak belli bir genin konumlan-

Şekil 8.1 Bir ökaryotik genin çizimi, başlangıçtaki yazılımı (ön-mRNA) ve olgun mRNA. Yazılım şifreleyen dizilerin burada genin üst bölgesinin (genin 5'yanı) gösterildiği gibi yazılım düzenleyici proteinler arttırıcı (enhancer) ve baskılayıcı (repressor) dizilere bağlanırlar. Yazılım 5' - 3' yönünde ilerler. İntronların yazılımı yapılır fakat ön-mRNA'dan kesilip atılırlar. Olgun mRNA'nın şifreleyen parçası genin ekzonları ile uyuşur. Bazı genlerde, almaşık kırpma (alternatif splicing) birçok farklı mRNA üretir.



dığı kromozom bölgesine işaret eder ancak çoğunlukla genin kendisini anlatmak için kullanılır. İnsan genomunda binlerce gen proteinlere çevrilmeyen ribozomal ve taşıyıcı RNAları (rRNAlar ve tRNAlar) kodlar. Protein şifreleyen genlerin yaklaşık sayısı *Arabidopsis*'te 26,000, *Saccharomyces*'da 6,000, *Drosophila*'da 13,000 ve fare ve insanda 30,000 dir.

Protein şifreleyen genin bir iplikçiği RNA'ya kopyalanır ve bu işlem **kontrol bölgeleri** tarafından düzenlenir: diğer genler tarafından üretilen düzenleyici proteinlerin bağlandığı yazılımlanmayan diziler (ARTIRICILAR ve BASKILAYICILAR). Bir genin birçok farklı artırıcı dizileri olabilir. Ökaryotlarda, bir genin yazılımlanan dizisi, şifrelemeyen bölgeler ile (**intronlar**) ayrılmış, şifreleyen bölgelerden (**ekzonlar**) oluşur (Şekil 8.1). Ortalama insan geninde, toplamda 3365 intron tarafından ayrılan 8.8 ekzona bölünmüş 1340 bçlik şifreleyen dizi (445 amino asit şifreleyen) vardır. Bir gen yazılımlandıktan sonra, intronlardan yazılımlanmış bölümleri kesilip atılarak ekzonlardan yazılımlanan bölümleri, haberci (ulak) RNA'ya (mRNA) işlenir. ALMAŞIK KIRPILMA ile oluşan olgun mRNA, değişken ekzonların sayısına karşılık gelir ve tek bir gen tarafından şifrelenen birkaç proteinin yapılması ile sonuçlanabilir. İnsan genlerinin en az %35inin almaşık kırpılmaya tabi olduğu görülmektedir. Buna göre olası proteinlerin sayısı genlerin sayısını büyük ölçüde aşabilir.

Ribozomların, enzimlerin ve tRNAların işlemi ile **genetik şifre** temelinde haberci RNA bir polipeptide ya da proteine çevrilir. Böylece bazların üçlü grupları (**bir şifre sözcüğü**) büyüyen polipeptid zincirinde belli amino asitleri belirler. DNA şifresinin tümleyeni, RNA şifresi (Şekil 8.2) $4^3 = 64$ şifre sözcüğü içerir ancak bu sadece 20 amino asidi şifreler. Amino asitler (Tablo 8.1) bazı biyokimyasal özelliklerine göre gruplanmıştır ve bu özellikleri protein katlanması işleminde amino asidin davranış biçimini etkiler. Bu özellikler 19. Bölümde tartışacağımız protein evrimi için belirtileri içerir.

Amino asitlerin çoğu iki ya da daha fazla eşanlamlı şifre sözcüğü tarafından şifrelenir. Bir şifre sözcüğündeki üçüncü konum en "yozlaşmış" olandır; örneğin, dört CC– şifre sözcüklerinin hepsi (CCU, CCC, CCA, CCG) prolini belirtir. İkinci konum en az yozlaşmış olandır—ikinci konumda bir bazın diğer bazın yerine geçmesi genellikle bir proteinde bir amino asidin bir başkasının yerine geçmesiyle sonuçlanır. 64 şifre sözcüğünün üçü çeviriyi sonlandıran "dur" ("zincirin sonu") işaretleridir. Bu nedenle diğer dört şifre sözcüğünde üçüncü konumdaki değişim çoğunlukla işlevsiz bir proteinle sonuçlanabilecek bir "dur" anlamına gelen şifre sözcüğü üretebilir.

Kalıtsal şifrenin virüslerden bakterilere, ananastan memelilere kadar neredeyse evrensel olması son derece şaşırtıcı harikulade bir gerçektir. Dahası, yazılım ve çeviri mekanizmaları dikkate değer şekilde birörnektir. Öyle ki bir deniz kestanesi DNA ya da mRNAsı bir kurbağaya enjekte edilirse proteine çevrilebilir. Sadece bir tek örnek verecek olursak, bu birörneklilik tarım bitkilerinin doğal insektisidleri (böcek öldürücü) şifreleyen bakteri genleriyle donatılmasının, diğer bir deyişle genetik mühendisliğin temelidir.

Birinci nükleotid	İkinci nükleotid: U	C	A	G	Üçüncü nükleotid
U	UUU Phe UUC Phe UUA Leu UUG Leu	UCU Ser UCC Ser UCA Ser UCG Ser	UAU Tyr UAC Tyr UAA Dur UAG Dur	UGU Cys UGC Cys UGA Dur UGG Trp	U C A G
C	CUU Leu CUC Leu CUA Leu CUG Leu	CCU Pro CCC Pro CCA Pro CCG Pro	CAU His CAC His CAA Gln CAG Gln	CGU Arg CGC Arg CGA Arg CGG Arg	U C A G
A	AUU Ile AUC Ile AUA Ile AUG Met	ACU Thr ACC Thr ACA Thr ACG Thr	AAU Asn AAC Asn AAA Lys AAG Lys	AGU Ser AGC Ser AGA Arg AGG Arg	U C A G
G	GUU Val GUC Val GUA Val GUG Val	GCU Ala GCC Ala GCA Ala GCG Ala	GAU Asp GAC Asp GAA Glu GAG Glu	GGU Gly GGC Gly GGA Gly GGG Gly	U C A G

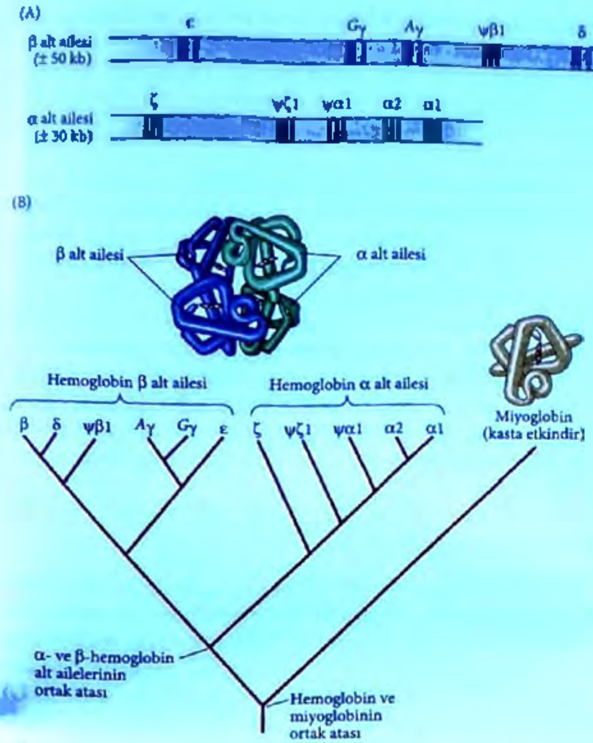
Şekil 8.2 Genetik şifre mRNA'da anlatım gösterdiği şekilde. 64 şifre sözcüğünün üçü "dur" (zincir sonlanır) sinyalidir; diğer şifre sözcükleri proteinlerde bulunan 20 amino asidi kodlar. Birçok şifre sözcüğü özellikle sadece üçüncü konumda farklı olanların eşanlamlı (synonymous) olduğunu not ediniz. (Tablo 8.1de amino asitler için üçharfli kısaltmalar verilmiştir ve bunlar aynı zamanda üçlülerin renk-kodlamasını da açıklar.)

TABLE 8.1 *Amino asitler*

Amino asit	Bir-harfli kısaltma	Üç-harfli kısaltma	Biyokimyasal özellikler (protein katlanmasına etkisi)
Kutuplu, yüklü			
+ yüklü (bazik)			
Arginin	R	Arg	Elektrik yüklü yan zincirler zıt yüklü iyonları ve suyu çeker (su sever).
Histidin	H	His	
Lizin	K	Lys	
– yüklü (asidik)			
Aspartik asit	D	Asp	
Glutamik asit	E	Glu	
Kutuplu, yüksüz			
Serin	S	Ser	Yüksüz kutuplu yan zincirler su ile ve diğer kutuplu ve yüklü, çoğu su sever, maddelerle zayıf hidrojen bağları oluşturma eğilimindedirler.
Treonin	T	Thr	
Asparajin	N	Asn	
Glutamin	Q	Gln	
Tirozin	Y	Tyr	
Kutupsuz			
Alanin	A	Ala	Kutupsuz hidrokarbon yan zincirler (su sevmez) hücre sitoplazmasının sucul ortamından uzak, proteinin merkezine doğru kümelenirler.
Fenilalanin	F	Phe	
Lösin	L	Leu	
İzolösin	I	Ile	
Metionin	M	Met	
Triptofan	W	Trp	
Valin	V	Val	
Özel haller			
Glisin	G	Gly	En küçük amino asit; yan zincir bir hidrojen atomu
Prolin	P	Pro	Değiştirilmiş amino grubu "halka" hidrojen bağı oluşturma ve dönüş yeteneğini sınırlar.
Sistein	C	Cys	Bir başka sistein ile disülfit bağı oluşturabilir.

Ökaryotlarda, DNA'nın çok büyük bölümünün belirgin bir işlevi yoktur. İnsan genomunun çoğu intronlardan oluşan sadece yüzde 28inin yazılımlandığı düşünülmektedir. Buna göre genomun yüzde 5'ten (bonkör bir tahmin) daha az bölümü proteinleri kodlamaktadır. İnsan genomunun en az yüzde 45'i tekrarlanan dizilerden ibarettir ve bu her biri birkaç baz çiftinin **yinelenen dizilerini** içeren 4.3 milyon yinelenen öğelere ulaşır. Bu diziler bazen **mikrosatellitlere** işaret eder; (bazı türlerde sayıları 2 milyar yinelenmeden fazla olabilen kısa dizilerin gruplarını da içine alan) **ardarda yinelenmeler**; 100-400 bç kısa aralıklarla dağılan yinelenmeler (SINE), uzunluğu 5 kilobaz (kb)dan daha fazla olan uzun, aralıklarla dağılan yinelenmeler (LINE)); ve **yerini değiştirebilen DNA öğeleri**. Son üç kategorideki **öğeler** yer değiştirme süreci ile ya halihazırda oluşmuş ya da oluşma kapasitesi bulunan **öğelerdir**: genomda yeni konumlara girmiş kopyaların üretilmesidir. Yer değiştirebilme yeteneği olan DNA baz dizilerine **yer değiştirebilen öğeler** denir.

Pek çok protein şifreleyen gen (büyük olasılıkla insan genlerinin en az yüzde 40'ı) **gen-ailelerinin** üyeleridir: benzer dizileri olan ve çoğunlukla işlevleri ilintili genler grubu. Örneğin, insan hemoglobini gen ailesi, farklı kromozomlarda α ve β alt aileleri olmak üzere iki alt aile içerir, (Şekil 8.3). Farklı α ve β polipeptidleri doğumdan önce ve sonra farklı hemoglobin tipleri yapmak için birleştirilir. α ve β alt-aileleri, işlevsel genlere benzeyen, ancak çok sayıda farklı baz çifti olan ve içinde "dur" sözcükleri olması nedeniyle yazılımlanmayan diziler hemoglobin **sözdegenlerini** (pseudogene) de içerirler. Gen aileleri zamanla çeşitlenmiş, yinelenen dizilere örnektir. Memelilerin koku almaçları (receptors) gibi bazı gen ailelerinin binden fazla işlevsel üyesi vardır.



Şekil 8.3 İnsan hemoglobin gen ailesinin farklı kromozomlarda yerleşik iki alt ailesi vardır, α (yeşil) ve β (mavi). (A) Herbir işlevsel gen üç ekzonu simgeleyen üç çizgiyle gösterilmiştir. İşlevsiz genler ψ ile belirtilmişlerdir. (B) Dış grup olarak miyoglobin ile, hemoglobin gen ailesi için bir gen ağacı. Miyoglobin tek bir protein biriminden oluşur. Hemoglobin proteini (kırmızı kan hücrelerinde oksijen taşır) α ve β alt ailelerinin herbirinden iki olmak üzere dört alt birimden oluşur. (A Levin 1985'ten; B Hartwell vd. 2000'den.)

Gen Mutasyonları

Mutasyon sözcüğü hem genin ya da kromozomun değişimine hem de o genin ürününün değişimine işaret eder, bir genin ya da kromozomun değişmiş durumu. Genellikle, ne denilmek istendiği sözün içeriğinden bellidir.

Moleküler genetiğin gelişmesinden önce, bir mutasyon bir fenotipik özellik üzerindeki etkisi ile tanımlanırdı. Yani bir mutasyon, morfolojide, yaşayabilirlikte, davranışta ya da diğer bir nitelikte yeni ortaya çıkan, kalıtsal ve bir kromozom üzerindeki belli bir lokusa haritalanabilen (en azından ilkede) bir değişimdir. Uygulamada, hala pek çok mutasyon fenotipik etkileriyle keşfedilmekte, tanımlanmakta ve adlandırılmaktadır. Böylece "mutasyon" terimini sık sık bir genin ya da alelin bir biçimden diğerine değişimine fenotipik etkileriyle ayırt edilen alellere işaret etmek için kullanacağız. Moleküler bağlamda ise bir gen mutasyonu, fenotipik etkisinin olup olmamasından bağımsız olarak, bir DNA dizisinin değişimidir. Benzer dizilerden bir ya da daha fazla mutasyon bakımından farklı olan belirli bir DNA dizisi bir **haplotip** diye adlandırılır. Genetikçilerin kromozomların ya da genlerin belirli bölgelerini tanımak için kullandıkları belirlenebilen mutasyonları sıklıkla **genetik belirteçler** olarak kullanacağız.

Mutasyonların sadece sonra gelen kuşaklara geçirildiyse evrimsel önemi vardır. Somatik hücrelerde meydana gelen mutasyonlar bazı hayvanlarda ve üreme yapıları somatik meristemlerden ortaya çıkan bitkilerde kalıtlanabilir. Fakat üreme hücrelerinden oluşan hattın vücut hücrelerinden gelişmenin erken evresinde ayrıldığı hayvanlarda bir mutasyon, sadece üreme hücrelerinde olursa kalıtlanır. Mutasyonların çoğunun hücre bölünmesi sırasında DNA kopyalanırken oluştuğu düşünülür. İnsanlarda, topluma yumurtalardakilerle karşılaştırıldığında, spermlerle beş kat daha fazla yeni mutasyon girer. Çünkü aynı yaştaki bireylerde spermatogenezden önce üreme hücreleri hattındaki hücre bölünmeleri oogenezden önceki bölünmelerden daha fazla olur (Makova ve Li 2002).

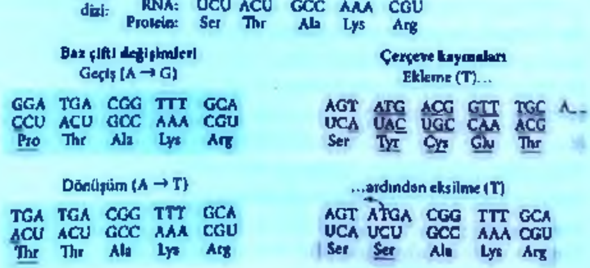
DNA kimyasal ve fiziksel olaylarla sık sık hasar görür ve baz çifti dizisinde değişimler ortaya çıkar. Bu değişimlerin çoğu DNA polimeraz ve "taslak düzeltmesi" (proof reading) enzimleri tarafından onarılır, ancak bazıları onarılmaz. Bu değişimler, yani mutasyonlar, evrim biyologlarının çoğu tarafından *hata* olarak kabul edilir. Buna göre, *mutasyon oluşumunun bir uyarlanma değil*, onarılmamış hasarın bir sonucu olduğu düşünülmüştür (bkz. Bölüm 17).

Belirli bir mutasyon tek bir canlı bireyin tek bir hücresinde ortaya çıkar. Eğer o hücre üreme hücreleri hattındaysa, tek bir eşey hücresine dönüşür ya da oldukça sıklıkla mutasyonu taşıyan birçok eşey hücresinin oluşmasına yol açar ve bazı yavrular tarafından kalıtlanabilir. Böyle mutasyon "kümelerinin" ortaya çıkışının önemli evrimsel sonuçları olabilir (Woodruff vd. 1996). Başlangıçta, mutasyon türün toplumundaki bireylerin çok küçük bir bölümünce taşınır. Eğer, doğal seçilim ya da genetik sürüklenme nedeniyle, sonunda sabitlenirse (yani hemen hemen toplumun tüm bireylerince taşınır), bu olay mutasyonun bir diğer alelin yerine geçmesi olarak adlandırılabilir. Bir genin standart bir diziye kıyasla değişmiş biçimi olan mutasyon ile bir mutasyonun diğerlerinin yerine geçmesi arasındaki ayırım önemlidir. Mutasyonların çoğu diğerlerinin yerine geçmezler. Bu nedenle, *mutasyon evrimin karşılığı değildir.*

Mutasyonların çeşitleri

NOKTA MUTASYONLARI. DNA dizilerinin mutasyona yol açan değişimleri çok çeşitlidir. En basit mutasyon bir **baz çiftinin diğerinin yerine geçmesidir** (Şekil 8.4). Klasik genetikte, tek bir gen lokusuna haritalanan bir değişime **nokta mutasyonu** denir; çağdaş kullanımda, bu terim sıklıkla tek baz çifti yer değişimlerine kısıtlanmıştır. Bir **geçiş (transition)** bir pürin ile bir diger pürinin yer değişmesi (A ↔ G) ya da bir pirimidin ile öteki pirimidinin yer değiştirmesidir (C ↔ T). **Çapraz değişimlerin (transversions)** sekiz farklı çeşidinde, pürinlerin pirimidinlerle ya da tersi yer değiştirmeleridir (A ya da G ↔ C ya da T).

Mutasyonların ribozomal ya da taşıyıcı RNA şifreleyen genlerde, arttırıcılar (ENHANCER) gibi çevirilmeyen düzenleyici dizilerde ya da protein-şifreleyen bölgelerde olursa fenotipik etkisi olabilir. Genetik şifrenin fazlalığı (redundancy) nedeniyle, şifreleyen bölgelerdeki pek çok mutasyon, polipeptid ya da proteinin amino asit dizisinde bir etkisi olmayan **eşanlamlı mutasyonlardır (synonymous mutation)**. Oysa, **eşanlamlı olmayan mutasyonlar (nonsynonymous mutation)**, amino asit değişimine yol açarlar. Bunların polipeptid ya da proteinin işlevsel niteliklerine hiç etkisi olmayabilir ya da az etkisi olabilir, böylece fenotipte etkisi yoktur, ya da önemli sonuçları olabilir. Örneğin, GAA üçlüsünün (RNA) GUA'ya değişimi glutamik asit yerine valin amino asidinin konulmasına neden olur. Bu mutasyon olayı insanlarda orak-hücresi hemoglobininin düzensiz β-zincirine neden olur ve bunun fenotipik sonuçları vardır ve homozigotlarda genellikle öldürücüdür.



Şekil 8.4 Nokta mutasyonlarının örnekleri ve haberci (messenger) RNA ve amino asit dizileri için sonuçları. (Sadece DNA'nın yazılımı yapılan, "anlam" iplikçiği gösterilmektedir.) Soldaki kutular iki tip baz çifti değişimini gösterir: birinci baz konumundaki bir geçiş (transition) ve bir dönüşüm (transversion). Sağdaki kutular iki tip çerçeve kayması mutasyonunu göstermektedir.

Tek bir baz çifti bir DNA dizisine girer ya da çıkarsa, üçüz okuma çerçevesi bir nükleotid kayar ve sonra gelen üçüzler farklı şifre sözcükleri olarak okunur ve farklı amino asitlere çevrilir (Şekil 8.4). Bu eklemeler ya da çıkartmalar **çerçeve-kayması mutasyonları** ile sonuçlanır. Bu genellemeye uymayan durumlar bilinmekle birlikte büyük şekilde değiştirilen gen ürünü genellikle işlevsizdir.

Oldukça benzer bir olgu, mikrosatellitlerde kısa tekrarların sayısını değiştiren KOPYALAMA KAYMASI'dır. Kopyalanma sırasında oluşmakta olan bir DNA ipliğinin büyüyen (3') ucu kalıp iplikten ayrılarak bir ilmik oluşturur ve bu durumda bitişikteki kopyalanacak yinelenme daha önce kopyalanmış olan yinelenmedir. Böylece uzayan iplikte fazladan yinelenmeler oluşacaktır. Kopyalama kayması ile yüksek oranda kopya sayısı bakımından farklı mikrosatellit "alelleri" ortaya çıkar.

YENİDENBİRLEŞMEDEN OLUŞAN DİZİ DEĞİŞİMLERİ. Yenidenbirleşim tipik olarak mayoz sırasında benzeşik (homologous) kromozomlardaki DNA dizilerinin doğru sıralanması esasına dayanır. Benzeşik DNA dizileri iki ya da daha çok baz çiftinde farklı oldukları zaman, bunlar arasındaki **gen içindeki yenidenbirleşme**, aynen genler arasındaki çapraz kesişme yeni genbirlikleri ürettiği gibi yeni DNA dizileri oluşturur. DNA dizilemesi, gen içinde yenidenbirleşme ile oluşmuş değişik dizilere pek çok örnek ortaya çıkarmıştır.

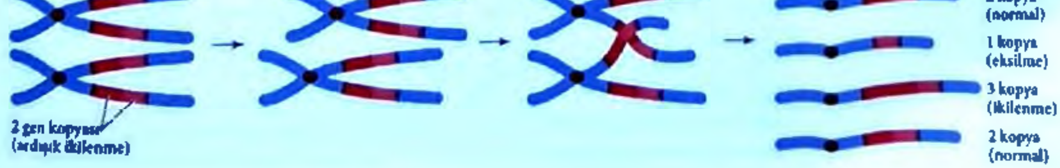
Yenidenbirleşimin, GEN DÖNÜŞÜMÜ (gene conversion) denilen tuhaf bir mutasyon olayına neden olduğu ortaya çıkmaktadır ve bu olay en kapsamlı şekilde mantarlarda çalışılmıştır. Bir heterogametin eşey hücreleri her iki aleli (A_1, A_2) 1:1 oranında taşımalıdır. Buna rağmen, bazen, 1:3 gibi farklı oranlarda ortaya çıkmaktadır. Bu durumlarda, diğer pek çok alel olduğu halde tercihen bir A_2 aleli, A_1 alelinin yerine geçmektedir. Bu durum bir kromozomun hasarlı bir DNA ipliği enzimler tarafından onarıldığı zaman bu enzimlerin hasarsız benzeşik kromozomdaki diziye tamamlayıcı bazları koymasıyla ortaya çıkıyor gibi gözükmektedir.

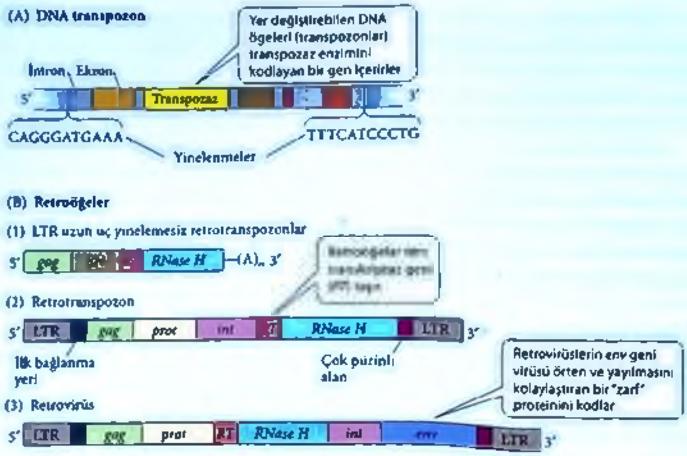
Eşit olmayan çapraz kesişme (unequal crossing over) tam olarak aynı hizada olmayan iki benzeşik dizi ya da kromozom arasında ortaya çıkabilir. Yenidenbirleşim, o zaman bir yenidenbirleşim ürününde bitişik ikilenme (TANDEM DUPLICATION) ve bir diğerinde ise eksilme (DELETION) ile sonuçlanmaktadır (Şekil 8.5). Etkilenen bölgenin uzunluğu, yanlış sıralanmış iki kromozomun yerinden çıkmış kısmının büyüklüğüne bağlı olarak, tek bir baz çiftinden büyük bir lokus bloğu (parçasal ikilenme) arasında değişebilir. En çok eşit olmayan çapraz kromozom kesişmesi, halihazırda bitişik yinelenmeler (örn., ABBC) içeren diziler arasında olur. Çünkü ikilenmiş bölgeler hizalanmadan çiftler oluştururlar:

$$\begin{pmatrix} \text{ABBC...} \\ \text{...ABBC} \end{pmatrix}$$

Bu çift oluşturma daha ileri duplikasyonları (ABBBC) üretir. Eşit olmayan çapraz kromzom kesişmesi, ökaryotların çoğunda DNAnın çoğunu oluşturan işlevsiz dizilerin aşırı yüksek sayıda kopyalarını üreten süreçlerden biridir. Bu oluşum pek çok gen ailelerinin ortaya çıkmasına yol açmıştır ve toplam DNAnın ve daha büyük sayılarda işlevsel genlerin evriminde son derece önemli olmuştur (bkz. Bölüm 19).

Şekil 8.5 Eşit olmayan çarpraz kesişme (unequal crossing over) çoğunlukla iki kez yinelenen gen veya diziler, benzeşikleriyle yanlış eşlendiği zaman ortaya çıkar. Çapraz kesişme sonra bir kromatitteki dizilerden birinin eksilmesine (deletion), ve diğer kromatitteki dizilerin ikilenmesine (böylece o dizinin üç kopyasına) yol açar. İkilenmiş olan dizi genin bir bölümünü şifreleyebilir ya da bir ya da daha çok tam geni şifreler. (Hartl ve Jones 2001'den.)



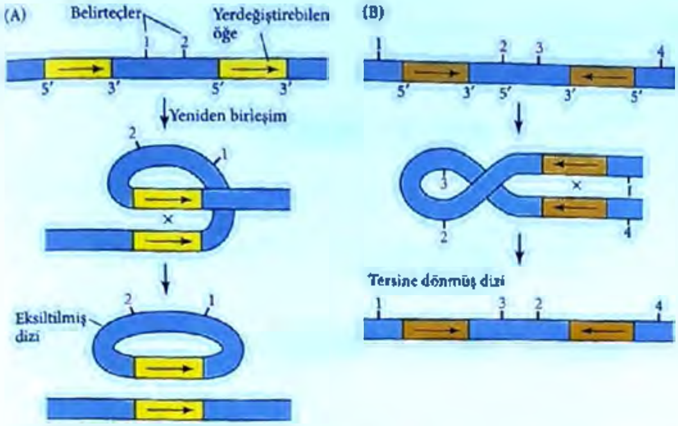


Şekil 8.6 Yerdeğiştirebilen öğelerin bazı farklı tipleri (A) DNA yerdeğiştirebilen öğeleri ters yinelenmelerle kuşatılmıştır; bu öğeler yerdeğiştirme için gerekli enzimi (transposase) kodlayan bir gene ek olarak diğer birkaç geni de şifrelerler. (B) Retroöğeler tersten kopyalama (reverse transcriptase) enzimi şifreleyen bir gen içerirler. Bu enzim bir RNA kopyasının DNA yazılımını yapar, sonra bu DNA genoma sokulur. Üç tip retroöğe gösterilmiştir. (1) uzun aralıklı yinelenme içeren, uzun uç yinelenmeleri (LTR) olmayan retroöğeler. (2) *Drosophila*'daki *copia* gibi, benzer fakat LTR içeren retroöğeler. (3) Retrovirüsler: bir zarf (envelop) proteinini şifreleyen *env* genini içeren, en karmaşık retroöğeler.

YERDEĞİŞTİREBİLEN ÖĞELERİN NEDEN OLDUĞU DEĞİŞİKLİKLER. Yerdeğiştirebilen öğelerin çoğu genomun birçok yerinden bir başka yerine taşınabilen kopyalarını yaparlar ve bazen birlikte bulundukları yerin yakınındaki diğer genleri de taşırlar. Bu DNA diziler yerdeğiştirmeyi başaran enzimleri şifreleyen genler içerirler. Bazıları (Şekil 8.6), sadece yerdeğiştirmeye neden olan enzimleri şifreleyen EKLENEN DİZİLERİ içerirler, TRANSPOZONlar diğer işlevsel genleri de taşırlar, RETROELEMANLAR ise tersten kopyalama (reverse transcriptase) enzimi için bir gen taşırlar. Retroelemanlar önce RNA'ya yazılımlanır, sonra bu bir DNA kopyasına (cDNA) tersten yazılımlanır, bu cDNA genoma sokulur. Bazı retroelemanlar, retrovirüsler olup (AIDS'e neden olan HIV virüsü gibi) bunların RNA kopyaları hücre sınırlarını geçebilir. Bazı uzun aralıklı yinelenme elemanlarını da içeren retrotranspozonlar benzer şekilde davranır, ancak hücre sınırlarını aşmazlar ve sadece konakda hücre bölünmeleriyle kopyalanırlar.

Yerdeğiştirebilen öğeler sıklıkla daha önce sokuldukları yerden kesilip çıkarılır, fakat geride daha önceki varlıklarını belli eden dizi parçaları bırakırlar. Bu vakalardan ve daha dolaysız kanıtlardan yerdeğiştirebilen ögelerin genomlarda çok etkileri olduğu bilinmektedir (Kazazian 2004; Bennetzen 2000):

- Şifreleyen bir bölgeye sokuldukları zaman, sıklıkla çerçeve kaymasına neden olarak ya da kesip-birleştirme kalıplarını değiştirerek, proteinin işlevini değiştirir, genellikle de yok ederler.
- Kontrol bölgelerinin içine ya da yakınına sokuldukları zaman, gen anlatımını (expression) engeller ya da değiştirirler (örn., yazılımlanmanın miktarı ya da zamanlaması).
- Konak genlerinin mutasyon hızını arttırdıkları bilinmektedir.
- Konak genomunda, bir yer değiştirebilen öğelerin farklı yerlerdeki iki kopyası arasında yeniden birleşmeden kaynaklanan yeniden düzenlemelere neden olurlar (Şekil 8.7). Aynen bir gen ailesinin üyeleri arasındaki eşitliksiz çapraz kesişme gibi, benzeşik olmayan yerlerdeki bir yer değiştirebilen öğenin kopyaları arasında yenidenbirleşmenin ürettiği gibi, ikilenmeleri ve eksilmeleri üretirler. Aynı dizi kutupluluğuna sahip bir yer değiştirebilen öğenin iki kopyası arasındaki yenidenbirleşme aralarındaki bölgeyi eksiltebilir (delete), oysa karşıt kutuplu iki kopya arasında yenidenbirleşim, aralarındaki bölgeyi tersine döndürür.
- Tersten kopyalama enzimi (reverse transcriptase) bazen yalnız kendi RNA'larının DNA (cDNA) kopyalarını değil, diğer genlerin RNA kopyalarını da genoma sokar. RNA'nın bu cDNA kopyaları (**retrosequence**), genomun başka bir yerinde fakat kontrol bölgeleri ve intronları olmayan bir atasal genin ekzonlarına benzer. Retrodizilerin çoğu işlevsel gen ürünleri üretmeyen İŞLENMİŞ SÖZDEGENLERdir.



Şekil 8.7 Bir yerdeğiştirebilen öğenin kopyaları arasında yenidenbirleşim eksilme ve ters dönmelerle sonuçlanabilir. Okları içeren kutucuklar, baz çifti dizisinin kutupluluğu oklarla gösterilen, yerdeğiştirebilen öğeleri simgelemektedir. Sayılar genetik belirteçleri göstermektedir. (A) İki dolaysız yinelenme (yani, aynı kutuplu) arasındaki yenidenbirleşim (×) bir yinelenmeyi kesip çıkarır ve iki kopya arasındaki diziyi atar. (B) İki ters yinelenme (yani, zıt kutuplu) arasındaki yenidenbirleşim aralarındaki dizilimi tersine çevirir. (Lewin 1985'ten.)

- Yerdeğiştirme ve eşit olmayan çapraz kesişim ile, yerdeğiştirebilen öğelerin sayıları artabilir ve böylece genomun büyüklüğüde artar.

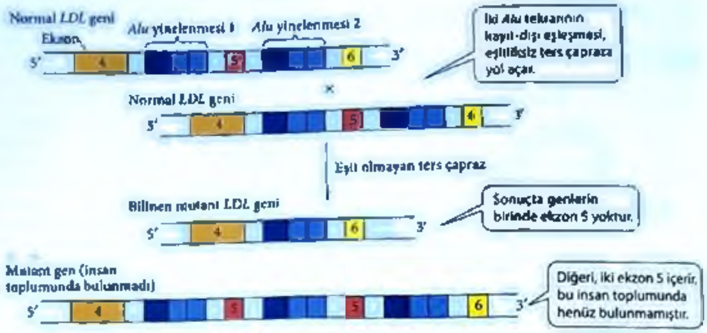
Bu yerdeğiştirebilen öge-kaynaklı etkiler mısır (*Zea mays*) ve *Drosophila melanogaster* gibi canlıların deneysel toplumlarında gözlenmiştir. Çeşitli retroelemanların yerdeğiştirme hızı *Drosophila*'nın kendileşmiş hatlarında her kopya için yaklaşık 10^{-5} ile 10^{-3} arasında değişmektedir ve kayda değer bir mutasyon hızına yol açmaktadır (Nuzhdin ve Mackay 1994). Aynı ya da farklı türlerin canlılarının genomlarını ya da genlerini karşılaştırarak yerdeğiştirebilen ögelerin neden olduğu değişikliklerin bütün tipleri bulunabilir. Örneğin, farelerde ve insanlarda L1 retrotranspozon eklemeleri birçok hastalık-yapıcı mutasyon ile ilişkilidir (Kazazian 2004). *Petunia*'nın iki türü arasında çiçek rengindeki bir farklılığa, anthocyanin pigment üretimini düzenleyen bir genin aksaklığına, bir yer değiştirebilen öğenin eklenmesi ve bunu izleyen eksik kesilip atılması neden olmuştur (Quattrocchio vd. 1999).

Mutasyon örnekleri

Genetikçiler, *Drosophila* ve *E. coli* gibi model canlıları çalışarak mutasyonların nedenleri ve doğası hakkında çok fazla bilgi edinmişlerdir. Bundan başka, insanda pekçok mutasyon sağlığa etkileri nedeniyle tanımlanmıştır. İnsan mutasyonları, genin normal biçimleri ile karşılaştırılabilinen genellikle oldukça seyrek çeşitlerdir. Bazı durumlarda, hastanın ana babasında olmayan, yeni oluşan mutasyonlar bulunmuştur.

Tek baz çiftinin bir diğerinin yerine geçmesi daha önce tanımlanan orak-hücre kansızlığı ve erken erginlik -bir erkek çocuğun yaklaşık 4 yaşında ergenlik belirtileri göstermesine neden olan gonadotropik hormon olan LH almacındaki bir amino asit değişikliği- gibi durumlardan sorumludurlar. Birçok farklı değişim bir proteinin işlevini yok edebildiği için, aynı fenotipik durum bir genin çok sayıda farklı mutasyonları ile ortaya çıkabilmektedir. Örneğin, sistik fibroz, kuzey Avrupa'da 2500 canlı doğumda 1 bireyi etkileyen ölümcül hastalığa, sodyum kanalı proteinini şifreleyen gendeki mutasyonlar neden olmaktadır. Bu mutasyonlardan en çok rastlananı proteinden tek bir amino asidi eksilten 3 bç eksilmesidir; bir diğeri argininin şifresini bir "dur" şifresine dönüştüren mutasyondur; başka biri ise kırpılmada değişiklik oluşturması sonucunda mRNA'dan bir ekzonun kaybolmasına neden olan; ve bu gende kaydedilen 500 den fazla baz çiftinin diğerlerinin yerine geçmesinin de hastalığa neden olduğu düşünülmektedir (Zielenski ve Tsui 1995). Bazı niteliklerin normal gelişmesine katkıda bulunan farklı birçok genden birindeki mutasyonlar da benzer fenotiplere neden olabilmektedir. Örneğin, bir retina bozulmasına, retinitis pigmentosa, (haploid) insan genomundaki 23 kromozomdan 8'indeki genlerde oluşan mutasyonlar neden olabilmektedir (Avise 1998).

Şekil 8.8 İnsanda mutasyona uğramış bir düşük-yoğunluklu lipoprotein (LDL) geninin 5. ekzonu yoktur. Bunun, intronlardaki yinelenen dizilerden (mavi kutular olarak gösterilen, *Alu* dizileri) ikisi arasında aynı hizada olmayan eşleşme nedeniyle, iki normal gen kopyası arasındaki eşit olmayan ters çapraz ile ortaya çıktığı düşünülmektedir. Numaralanmış kutular ekzonlardır. (Hobbs vd. 1986'dan.)



Hemofiliye kanı-pıhtılaştıran proteinleri şifreleyen iki farklı gendeki mutasyonlar neden olabilmektedir. Her iki gende, birçok farklı baz çiftlerinin diğerlerinin yerine geçmesi, çerçeve kaymasına neden olan küçük eksilmeler ve ikilenmelerin hastalığa yol açtığı ve hemofili-A vakalarının yaklaşık yüzde 20'sine genlerin birindeki uzun bir dizinin ters dönmesinin neden olduğu bilinmektedir (Green vd. 1995). Orta yaşlarda vuran ölümcül bir sinir sistemi bozukluğu, Huntington hastalığına, CAG dizisinin çok sayıda yinelenmeleri neden olmaktadır: normal gende 10-30 yinelenme varken, mutant gende 75'ten fazladır. Hemoglobin A için arka arkaya dizilmiş iki gen arasındaki eşit olmayan çapraz kesişme (bkz. Şekil 8.3) üç bitişik kopyalı ve bir eksilmiş çeşidin ortaya çıkmasına yol açmıştır. Lokuslardan birindeki eksilme, α-thalassemi denilen şiddetli kansızlığa neden olmaktadır. Yüksek kolesterol düzeylerine yol açan bir diğer eksilme durumu, düşük-yoğunluklu lipoprotein geninde ekzon 5'in yokluğuna neden olur. Bu eksilme, kısa, çok sayıda yinelenen, bu genin intronlarında ve genomda diğer pek çok yerde bulunan Alu denilen dizinin kolaylaştırdığı, eşit olmayan çapraz kesişime bağlanmaktadır (Şekil 8.8).

Bu örnekler mutasyonların kötü haberden başka bir şey olmadığı izlenimini verebilir. Bu gerçeğe yakın olmakla (mutasyonların pek çoğu yararlı değil zararlıdır) birlikte bu mutasyonlar önyargılı bir örneği temsil etmektedir. Çok sayıda yararlı mutasyon türlerin genomlarına katılmış bulunmaktadır ve böylece geçerli **yabanıl-tip** ya da normal genleri temsil eder. Örneğin, mRNA'dan ters kopyalama ile ortaya çıkan genlerin çoğu işlevsiz sözdegenlerdir. Fakat bu genlerden en az bir tanesi insan genomunun tam işlevsel bir üyesidir. Fosfogliserat kinaz iki gen tarafından şifrelenmektedir. Biri, X kromozomunda, 11 ekzon ve 10 intronlu normal bir yapıya sahiptir. Bir otozomda bulunan diğerinde ise intronlar yoktur ve ters kopyalama ile X'e bağlı genden ortaya çıkmıştır. Yalnız testislerde anlatım göstermektedir. Bu da, genin yeni bir işlevsel rol üstlendiğini gösteren doku anlatımının yeni bir modelidir (bkz. Li 1997).

Biyologlar belirli bir özelliğin evrimine karışmış olan genleri ararken, sıklıkla burada tanımlanan tipte nadir zararlı mutasyonları, aradıkları genler arasında olabilecek ADAY GENLERin göstergesi olarak kullanırlar. Örneğin, insan FOXP2 (bir yazılım etmenini şifreleyen, forkhead box 2) genindeki nadir bir mutasyon şiddetli konuşma ve lisan bozukluklarına neden olur. Jianzhi Zhang (Zhang vd. 2002) ve Svante Pääbo (Enard vd. 2002) önderliğinde iki araştırma grubu bağımsız olarak bu genin insan ve şempanze hatlarının 7 Myö'den daha az bir süre önce ayrılmasından sonra, insan hattında iki eşanlamlı olmayan (amino asit değiştiren) bir alelin diğerinin yerine geçmesi (substitution) olayı geçirmiş olduğunu buldular. Yaklaşık 90 Myö fare ve bu türler arasında bunun gibi başka sadece bir yerine geçme olayının meydana geldiği dikkate alındığında, bu protein evrimi için beklenenden çok yüksek bir hızdır (Şekil 8.9). Her iki araştırma grubu da, insan hattında bu genlerin diğerlerinin yerine geçmesi olayının 200,000 yıldan daha az bir süre önce meydana geldiğini ve bunların insan lisan ve konuşmasının evriminde önemli adımlar arasında olduğunu ileri sürerler.



Şekil 8.9 Hominoidea'nın bir filogenisi ve bir dışgrup olan, fareden ayrılması. Herbir kutu *FOXP2* genindeki eşanlamlı (beyaz kutular) ve eşanlamlı olmayan (sarı kutular) değişimleri gösterir. İnsan soy hattındaki iki eşanlamlı olmayan değişim FOXP2 proteininin olağandışı yüksek evrim hızını gösterir ve dil ve konuşmanın evriminde önemli olmuş mutasyonları simgeleyebilir. (Zhang vd. 2002'den.)

Mutasyon hızları

Yinelenen mutasyon belirli bir mutasyonun yinelenen kökenine işaret eder ve belirli bir mutasyonun ortaya çıkma *hızı* yinelenen mutasyon hızı cinsinden ölçülür: her kuşakta ya da her zaman biriminde (örn., her yıl) her bir gen kopyası (örn. her bir eşey hücresi) başına bağımsız ortaya çıkış sayısı. Mutasyon hızları kesin değil kestirimlerdir ve bu kestirimler mutasyonların belirlenmesi için kullanılan yönteme bağlıdır. Klasik genetikte, bir mutasyon fenotipik etkileriyle (Drosophila'da kırmızıya karşı beyaz gözler gibi) saptanmıştır. Böyle bir mutasyon, ancak, lokus içinde pek çok yerden herhangi birinin değişimine neden olmuş olabilir; üstelik pek çok baz çifti değişiminin fenotipik etkisi yoktur. Buna göre, fenotipik mutasyon hızı belirlenmesiyle, bir lokusta oluşan tüm mutasyonların hızları düşük tahmin edilir. Çağdaş moleküler yöntemlerle, mutasyona uğramış DNA dizileri dolaysız olarak belirlenebilir ve mutasyon hızları baz çifti başına olarak belirtilebilinir.

MUTASYON HIZININ TAHMİNİ. Mutasyon hızları birkaç yolla tahmin edilebilir (Drake vd. 1998). Göreli dolaysız yöntem bir laboratuvar soyunda (genellikle başlangıçta aynı alelli, yani homozigot) ortaya çıkan mutasyonların sayısını, fenotipik etkileri ile ya da moleküler yöntemlerle sayarak belirlemektir. Dolaylı bir yöntem (Kutu 8A) ortak atalarından ayrılmalarından itibaren geçmiş olan kuşakların sayısına oranla farklı türlerde benzeşik (homolog) genler arasındaki baz çifti farklılıklarının sayısına dayanır. Bu yöntem 10. Bölümde anlatılan moleküler evrimin yansız kuramına dayanır.

Mutasyon oranları genler arasında ve hatta genler içindeki bölgeler arasında bile değişir. Fakat ortalama olarak, fenotipik etkileri ile ölçüldüğünde, bir lokus yaklaşık herbir kuşakta eşey hücresi başına 10^{-6} – 10^{-5} mutasyona uğrar (Tablo 8.2). Her bir baz çifti için ortalama mutasyon hızı, çoğunlukla farklı türlerin DNA dizilerini karşılaştıran dolaylı yönteme dayanarak, prokaryotlarda her bir kopyalanmada yaklaşık 10^{-11} – 10^{-10}, ya da ökaryotlarda her eşeyli kuşak için 10^{-9} olarak kestirilmiştir (bkz. Tablo 8.3), İnsan genomunda mutasyon hızı, herbir kuşakta her baz çifti için yaklaşık 4.8×10^{-9} tahmin edilmiştir (Lynch vd. 1999).

Geri mutasyon, bir "mutant" alelin oluştuğu alele (genellikle yabanıl tip) geri mutasyonudur. Geri mutasyonlar çoğunlukla fenotipik etkileri ile belirlenir. "İleri" mutasyonlardan (yabanıl tipten mutanta) çok daha düşük hızla meydana gelirler, kestirilenden çok daha fazla yerine geçme olayı, onarabileceğinden çok gen işlevine zarar verebilir. Moleküler

TABLO 8.2 ***Fenotipik etkileriyle saptanan, belirli genlerin kendiliğinden mutasyon hızları***

Tür ve lokus	100.000 hücre veya eşeyhücresinde
Escherichia coli	
Streptomisin direnci	0.00004
T1 fajına direnç	0.003
Arginin bağımsızlığı	0.0004
Salmonella typhimurium	
Triptofan bağımsızlığı	0.005
Neurospora crassa	
Adenin bağımsızlığı	0.0008-0.029
Drosophila melanogaster	
Sarı vücut	12
Kahverengi göz	3
Gözsüz	6
Homo sapiens	
Retinoblastinoma	1.2-2.3
Achondroplasia	4.2-14.3
Huntington's chorea	0.5

Kaynak: Dobzhansky 1970'ten.

KUTU 8A Türlerin Karşılaştırılmasından Mutasyon Hızlarının Tahmini

10. Bölümde, *moleküler evrimin yansız alel kuramını* anlatacağız. Bu kuram seçilim açısından tamamen yansız mutasyonların—uyum başarısını ne arttıran ne de azaltan mutasyonlar—sonunu anlatır. Bir olası sonda bir mutasyon tamamen şansa bağlı olarak sabitlenir, bu 1.0 sıklığına ulaşması demektir. Bunun olma olasılığı yansız mutasyonların ortaya çıkma hızı *u*'ya eşittir. Bu nedenle her kuşakta geçmiş zamanda ortaya çıkmış bir mutasyonun sabitlenme olasılığı *u*'dur. *t* kuşak geçmesinden sonra, sabitlenecek olan mutasyonların olasılığı *ut*'dir.

Eğer iki tür ortak atadan *t* kuşak önce ayrıldıysa, iki soyhattında çeşitli mutasyonlar sabitlenmiş olacağından, her iki türde sabitlenmiş mutasyonların beklenen bölümü $D = 2ut$'dir. Eğer söz konusu mutasyonlar baz çifti değişimleriyse, bütün baz çiftlerinin eşit olasılıkla mutasyona uğradığını varsayarsak bir genin baz çiftlerinin $D = 2ut$ bölümü türler arasında farklı olmalıdır. Böylece her bir kuşakta her bir baz çifti için ortalama mutasyon hızı $u = D / 2t$'dir.

Böylece eğer bir gendeki baz çiftlerinin iki tür arasında farklı olan bölümünü ölçebilirsek (D), ve iki türün ortak atalarından ayrıldıktan sonra kaç kuşak (*t*) geçtiğini hesaplayabilirsek, *u*'yu tahmin edebiliriz. Bu, bir kuşak uzunluğunun kestirimini, ortak atanın yaşadığı mutlak zaman hakkında taşıl kaydından bilgiyi ve yaşayan ve taşıllaşmış gruplar arasındaki filogenetik ilişkilerin anlaşılmasını gerektirir.

Bu yöntemi DNA dizi verilerine uygulamak için, baz çifti değişimlerinin çoğunun yansız olduğunu varsaymak ve genin bazı yerlerindeki daha önceki değişimlerin sonraki değişimlerle (çoklu vuruşlar) değiştirildiği olasılığı için düzeltmek gerekir. Bu yöntemle elde edilen tahminlerdeki hatanın en büyük kaynağı genellikle ortak atadan ayrıldıktan sonra geçen zaman hakkındaki belirsizliktir.

Moleküler düzeydeki mutasyon hızlarının en iyi kestirimleri, doğal seçilime en az tabi olduğu (büyük olasılıkla tümüyle ondan bağımsız olmayan) düşünüldüğünden, sözde genlerin, diğer çevrilmeyen dizilerin ve dört kat-yozlaşmış üçüncü-baz pozisyonlarının (bunlarda bütün mutasyonlar eşanlamlıdır), türlerarası karşılaştırmalarından elde edilmiştir. Memeli türleri arasındaki karşılaştırmalar, 193.3-3.5 × 10^{9} luk bir mutasyon hızıyla ortalama nükleotid değişimi, her nükleotidin konumlandığı yerde her 10^{9} yılda nükleotit başına 3.3-3.5'tir. (Li ve Graur 1991). Eğer çalışılan soy hatlarının tarihi sırasında, ortalama bir kuşak süresi 2 yıl olsaydı, her kuşakta her nükleotid için ortalama mutasyon hızı 1.7×10^{-9} dur. İnsan ve şempanze dizilerinin karşılaştırması, ayrılma zamanını 7 Milyon yıl önce varsayarak her bir yer ve yıl başına 1.3×10^{-9} tahminini ortaya çıkarmıştır. Bu soy hatlarında ortalama kuşak zamanı 15-20 yıl idiyse, mutasyon hızı her bir kuşakta yaklaşık 2×10^{-8} dir. İnsan diploid genomunda 6×10^{9} nükleotid çifti vardır, bu her kuşakta her genomda en az 120 yeni mutasyon anlamına gelir—şaşırtıcı, yüksek bir sayı (Crow 1993).

düzeyde, fenotipik olarak belirlenen geri mutasyonların çoğu asıl dizinin eski durumuna getirilmesini değil, onun yerine aynı ya da farklı bir proteinde ikinci bir amino asit değişimi nedeniyle ilk mutasyonun değiştirdiği işlevin eski durumuna gelmesini sağlar. Deneysel *E. coli* toplumlarında ortaya çıkan yararlı mutasyonlar çok zararlı mutasyonları 200 kuşakta telafi ederler (Moore vd. 2000).

MUTASYON HIZLARININ EVRİMSEL ANLAMLARI. Lokus başına böyle düşük bir mutasyon hızı ile, nadir ortaya çıktıklarından mutasyonlar evrimde önemli değilmiş gibi görünebilir. Bununla beraber, tüm genler için toplandığında, mutasyon yoluyla çeşitliliğin topluma girdisi önemlidir. Eğer haploid insan genomunda 3.2×10^{9} bç varsa ve mutasyon hızı her kuşakta baz çifti başına 4.8×10^{-9} ise, bir zigot ortalama 317 yeni mutasyon taşıyacaktır. Eğer genomun sadece yüzde 2.5'u kopyalanan işlevsel diziler içeriyorsa, bu yeni mutasyonların 7 tanesi ifade edilecek ve fenotipik özellikleri etkileme potansiyeline sahip olacaktır (Lynch vd. 1999). Diğer yazarlar genomun işlevsel kısmında her bir zigot için yeni baz çifti değişmelerinin sayısını, *Drosophila*'da 0.14, farede 0.9 ve insanda 1.6 tahmin etmişlerdir (Tablo 8.3). Öyleyse, 500,000 insanın bulunduğu bir toplumda, her bir kuşakta en az 800,000 yeni mutasyon ortaya çıkar. Eğer bu mutasyonların küçücük bir bölümü bile yararlı olsa, uyarlanma için yeni "ham madde" miktarı, özellikle de binlerce ya da milyonlarca yıllık süreçte çok büyük olacaktır.

TABLO 8.3 *Her bir Genom ve her bir baz çifti için kendiliğinden oluşan mutasyon hızlarının tahminleri*

Organizma	Baz çiftleri: haploid genomda	Baz çiftleri: geçerli genomda	Mutasyon hızı: Her kopyalamada her baz çiftinde	Mutasyon hızı: Her kopyalamada her haploid genomda	Mutasyon hızı: Her kopyalamada her geçerli genomda[a]	Mutasyon hızı: Her eşeyli kuşakta her geçerli genomda[b]
T2, T4 faj	1.7×10^5	—	2.4×10^{-8}	0.0040	—	—
Escherichia coli	4.6×10^6	—	5.4×10^{-10}	0.0025	—	—
Saccharomyces cerevisiae (maya)	1.2×10^7	—	2.2×10^{-10}	0.0027	—	—
Neurospora crassa (ekmek küfü)	4.2×10^7	—	7.2×10^{-11}	0.0030	—	—
Caenorhabditis elegans	8.0×10^7	1.8×10^7	2.3×10^{-10}	0.018	0.004	0.036
Drosophila melanogaster	1.7×10^8	1.6×10^7	3.4×10^{-10}	0.058	0.005	0.14
Fare	2.7×10^9	8.0×10^7	1.8×10^{-10}	0.49	0.014	0.9
İnsan	3.2×10^9	8.0×10^7	5.0×10^{-11}	0.16	0.004	1.6

Kaynak: Drake vd. 1998'den.
[a] Geçerli genom işlevsel dizilerdeki baz çifti sayılarıdır ve bunlar potansiyel olarak uyumu azaltan mutasyonlara uğrayabilirler.
[b] Birçok DNA kopyalanma olayları olan zigot ve gametogenez arasındaki gelişmede çokhücreli organizmalar için hesaplanmıştır.

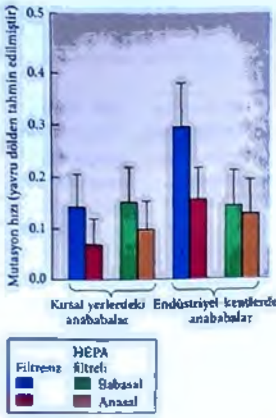
Drosophila'daki deneyler, eşey hücresi başına mutasyon hızının oldukça yüksek olduğunu doğruladı. Örneğin, Terumi Mukai vd. (1972), destansı denilebilecek büyük bir deneyde, 2. kromozomda yumurta-ergin sürecinde yaşayabilirliği (VIABILITY) etkileyen mutasyonların birikme hızını tahmin etmek için 1.7 milyon sinek saydılar. Çekinik zararlı mutasyonların doğal seçilim ile ayıklanmayıp kalabilmesi için, yabanıl-tip 2. kromozomun kopyalarını heterozigot durumda taşıyan çaprazlamalar kullandılar (bkz. Şekil 9.7). Her 10 kuşakta, bu kromozomları büyük sayılarda homozigot yapan çaprazlamalar gerçekleştirdiler ve yaşayabilirliği azaltan o kromozomların oranını ölçtüler. Ortama yaşayabilirlik azaldı ve kromozomlar arası değişke (variance) sürekli olarak arttı (Şekil 8.10). Ortalama ve değişkedeki değişmelerden, Mukai vd. eşey hücresi başına her 2.kromozom için mutasyon hızını 0.15 hesapladılar. Bu kromozomdaki tüm lokuslar için, yaşayabilirliği etkileyen mutasyonların toplamıdır. Kromozom 2, *Drosophila* genomunun üçte birini taşıdığı için, her bir eşey hücresi başına toplam mutasyon hızı 0.50 dir. Buna göre hemen hemen her zigot yaşayabilirliği düşüren en az bir yeni mutasyon taşır. Sonraki çalışmalar *Drosophila* için mutasyon hızının en az bu kadar yüksek olduğunu göstermiştir ve bu, her kuşakta yaşayabilirliği yüzde 1–2 oranında düşürmektedir (Lynch vd. 1999). Dolaylı kestirimler insanların da yaşayabilirliği ve üremesini düşüren, zigot başına 1.6 yeni mutasyondan zarar görmektedir (Eyre-Walker ve Keightley 1999).

Şekil 8.10 Kendiliğinden mutasyonların birikiminin *Drosophila melanogaster*'in yumurtadan- ergine yaşaması üzerine etkileri. Yeni çekinik mutasyonlar taşıyan kromozom 2 için homozigot yapılan sineklerin ortalama yaşayabilirliği azalmıştır ve bu kromozomlar arasındaki çeşitlilik (varyans) artmıştır. Mutasyon hızı bu verilerden tahmin edilmiştir. (Mukai vd. 1972'den.)



Mutasyon hızları kromozom bölgeleri ve genler arasında değişir ve çevresel etmenlerden de etkilenir. MUTAJENLER (mutasyona neden olan ajanlar) mor ötesi ışık, X-ışınları ve çoğu çevresel kirleticiler olan büyük bir kimyasallar dizisinden oluşur. Örneğin, endüstri bölgelerinde fare ve kuşlarda mutasyon hızları artmıştır, ve bir kentin endüstriyel bölgesinde hava kirlenmesine maruz kalan fareler o bölgede yalnızca filtre edilmiş havayla temas ettirilen ya da kırsal alanda tutulan farelerden yinelenen öğelerde daha yüksek mutasyon hızları göstermişlerdir (Şekil 8.11).

Şekil 8.12 tipik bir fenotipik özellikteki çeşitliliğin **çokgenli** (polygenic) olduğunu göstermektedir: birkaç ya da birçok farklı gen lokusuna dayanır. Her lokusta mutasyon hızını çalışmak için bu lokusları bire indirgemek çok zordur, fakat özelliğin **mutasyona bağlı değişkesini** (varyansını) kestirmek kolaydır—bir toplumda



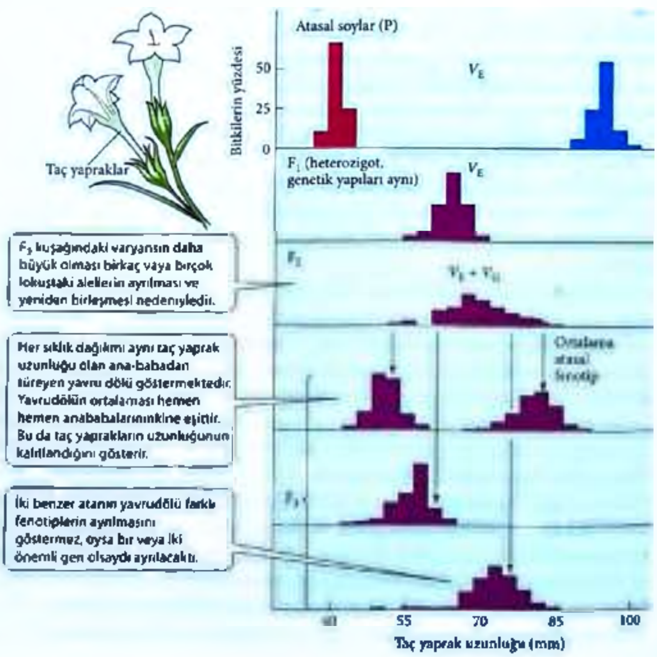
Şekil 8.11 Farelerde, yavru döllerinde iki lokusun DNA dizilerinden kestirilen edilen mutasyon hızları. Fareler 10 hafta süreyle kırsal yerlerde ya da çelik fabrikaları ve bir büyük otoyol yakınındaki endüstriyel kentlere yerleştirilmiştir ve buralarda ya dolaysız olarak havaya veya HEPA filtresinden geçmiş havaya maruz bırakılmışlardır. Filtrelenmemiş endüstriyel kentlerin havasına maruz bırakma mutasyon hızını arttırmıştır. (Somers vd. 2004'ten.)

bir kuşakta yeni mutasyonların neden olduğu varyans artışı. *Drosophila*'da kıl sayısı gibi nitelikler üzerine çalışmalar, **mutasyon sonucu varyansın,** başlangıçta homozigot olan bir toplumun, doğal bir toplumda genellikle bulunan genetik çeşitlilik düzeyine sadece yaklaşık 500 kuşakta ulaşmasına yetecek kadar büyük olduğunu göstermiştir. Mutasyonal değişkenin (varyans) büyüklüğü özellikler ve türler arasında oldukça değişir (Lynch,1988).

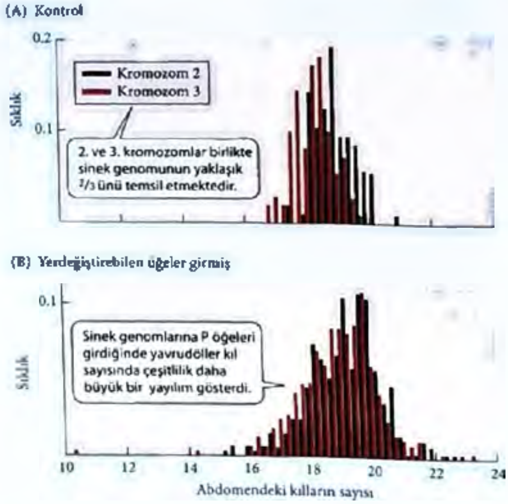
Özetle, belirli herhangi bir mutasyon nadir bir olgu olduğu halde, bütün olarak genomda ve bireysel, çokgenli özellikler için, yeni genetik çeşitliliğin ortaya çıkma hızı, kayda değerdir. Bununla birlikte, mutasyon kendi başına bir özelliğin bir durumdan diğerine evrimleşmesine neden olamaz, çünkü hızı çok düşüktür. Haploid bir türün A_1 ve A_2 alellerinin belirlediği farklı fenotipler (örn., kırmızıya karşı mor) ve bireylerin yarısının A_1 taşıdığını ve A_1 den A_2 ye yinelenen mutasyon hızının her kuşakta her bir gen için 10^{-5} olduğunu varsayın. Bir kuşakta A_2 genlerinin oranı 0.5 ten $[0.5 + (0.5)(10^{-5})] = 0.50000495$'e yükselecektir. Bu hızda A_2 nin toplumun yüzde 75ini oluşturması yaklaşık 70,000 kuşak ve yüzde 87e ulaşması için de bir 70,000 kuşak daha alacaktır. Bu hız çok yavaştır, ilerde göreceğimiz gibi, genellikle yinelenen mutasyondan çok diğer etmenlerin alel sıklıkları üzerinde çok daha güçlü etkisi vardır ve böylece bunlar ortaya çıkan her türlü evrimsel değişimden sorumludurlar.

Mutasyonların fenotipik etkileri

Bir mutasyon büyüklük, renklenme ya da bir enzimin etkinlik miktarı gibi bir ya da birkaç fenotipik özelliği değiştirebilir. Böyle özelliklerdeki değişimler UYUM BAŞA-



Şekil 8.12 Sürekli değişim gösteren bir karakterin kalıtımı. Tütün bitkisi, *Nicotiana longiflora*'da taç yaprak uzunluğu. V_G ve V_E sırasıyla, genlere ve çevreye bağlı çeşitliliği temsil etmektedir. Çaprazlamalar genetik değişkenin (varyans) bir ya da iki genden çok birçok gene bağlı (poligenik) olduğunu göstermektedir. Ana baba soyları (P) aynı alelli (homozigot) genotiplerdir; F_1 ayrı alelli (heterozigot) fakat genetik bakımından birörnektir. F_2 özelliği etkileyen lokuslar arasındaki yeniden birleşme yüzünden yayılmış, kesintisiz çeşitlilik göstermektedir. Eğer atasal soylar arasında sadece bir ya da iki lokus farklı olsaydı, F_2 ayrı uzunluk kategorileri gösterecekti. Ortalamaları oklarla belirtilen anababalardan dört F_3 ailesi gösterilmektedir. Her ailede yavrudölün ortalaması onların anababalarının ortalamasına yakındır ve bu ortalamalar F_2 fenotipleri arasındaki farklılıkların kalıtlandığını göstermektedir. (Mather 1949'dan.)



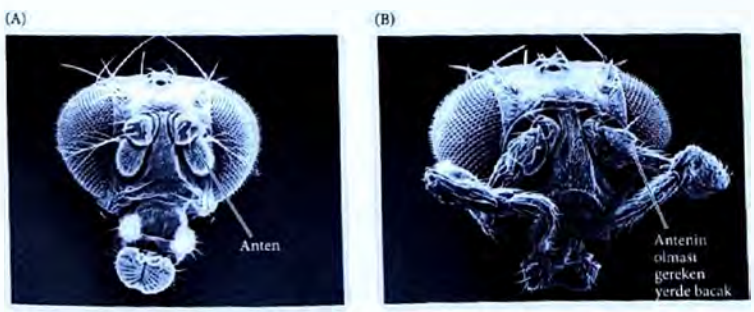
Şekil 8.13 *Drosophila melanogaster* 392 homozigot kontrol hatlarında (A) ve araştırmacıların kromozom 2 veya kromozom 3'te mutasyonlar oluşturmak için yerdeğiştirebilen öğeler kullandıkları 1094 homozigot deney hattında (B) abdomen kıllarının sayısının sıklık dağılımı. Kontrol hatlarıyla kıyaslandığında mutasyonlar kıl sayılarını arttırdılar ve azalttılar. (Lyman vd. 1996'dan.)

RISININ en önemli bileşenlerinden yaşayabilirlik ve/veya üremeyi etkileyebilirler (bkz. Bölüm 11). Birbirlerine bağlı olsalar bile sıklıkla bir mutasyonun uyum başarısı ve diğer özellikler üzerindeki etkilerini ayırt etmek yararlıdır.

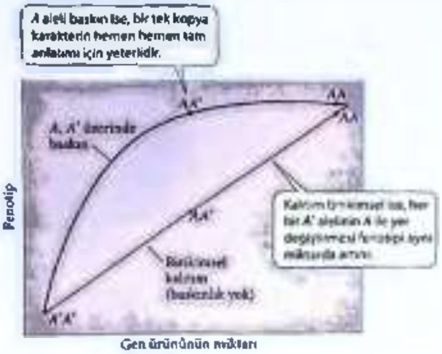
DNA dizisindeki mutasyon sonucu değişimlerin fenotipik etkileri sıfırdan, çok şiddetliye kadar değişir. Bir aşırı uçta, eşanlamlı baz çifti değişimlerinin belirgin fenotipik etkisi olmaması beklenir ve bu açıkça proteinlerin işlevini etkilemiyor gibi görünen pek çok amino asit değişimi için de doğrudur. *Drosophila*'da kıl sayısı gibi çokgenli özelliklere katkı yapan mutasyonların fenotipik etkileri, zayıf ile güçlü arasında değişir; bir çalışmada, yerdeğiştirebilen öğelerin sokulmasıyla, abdomendeki kıl sayısını yaklaşık 0.9 kıl arttıran mutasyonlar görülmüştür (Şekil 8.13).

En etkileyici mutasyonlar arasında gelişimsel yolaklardaki diğer genlerin anlatımını düzenleyen "ana kontrol genleri" (master control genes) vardır. (Bu genleri 20. Bölümde ayrıntılarıyla tartışacağız). Örneğin, HOMEOTİK SEÇİCİ GENLER (Homeotic selector genler) her bir bölümün özelliklerini belirleyen ve diğer genleri kontrol eden DNA-bağlayıcı proteinler üreterek gelişmekte olan vücudun her bir bölümüne ayrı bir kimlik yükleyerek bir canlının temel vücut planını belirlerler. Bu genler adlarını *Drosophila*'daki **homeotik mutasyonlardan** alırlar, bunlar bir vücut bölümünün (segment) başka birine gelişmesini yeniden yönlendirirler. Antennapedia gen grubundaki mutasyonlar örneğin, duyargaların bacakların gelişmesine neden olurlar (Şekil 8.14). Bir diğer ana kontrol geni, *Pax6*, memeliler, böcekler ve diğer birçok hayvanda göz gelişimi için gerekli yaklaşık 2500 diğer geni açarak çalışmasını sağlar (Gehring ve Ikeo 1999). Bu gendeki mutasyonlar gözlerin kaybına ya da şekil bozukluğuna neden olur.

Baskınlık bir alelin başka bir alel ile çift oluşturduğu ayrı alelli (heterozigot) durumda bir fenotipik özelliğe etkisini tanımlar. Tam baskın bir alel (A_1) heterozigot (A_1A_2) olduğu zaman homozigot olduğu zamanki (A_1A_1) fenotipin aynısını üretir ve bu durumda ortağı (A_2) tam **çekiniktir**. EKSİK BASKINLIK'ın, heterozigotun bir ya da öbür homozigota benzerlik derecesi ile ölçülen dereceleri olabilir. Eğer heterozigotun fenotipi homozigotların tam ortasındaysa, bu duruma **eşbaskın ka-**



Şekil 8.14 Gelişmeyi bir rotadan diğerine değiştiren homeotik mutasyonların şiddetli fenotipik etkisi (A) Normal duyarga ve ağızparçalarını gösteren, yabanıl-tip *Drosophila melanogaster* kafasının önden görünüşü. (B) Duyargaları bacaklara dönüştüren, *Antennapedia* mutasyonu taşıyan bir sineğin kafası. *Antennapedia* geni vücudun bölümlerine kimlik veren Hox genlerinin büyük bir kompleksinin bir kısmıdır. (Bkz. Bölüm 20). (Fotoğrafla F. R. Turner'ın izniyle.)



Şekil 8.15 İki alelli tek bir lokusta genotip ve fenotip arasındaki olası ilişkilerden ikisi. Eğer kalıtım birikimsel ise, her bir *A'* alelini bir *A* aleli ile değiştirme gen ürününün miktarını sürekli arttırır ve bundan dolayı fenotip değişir. Eğer *A*, *A'* üzerinde baskın ise, *AA'* ın görüngüsü *AA'*nınkine hemen hemen eşittir. Çünkü tek bir doz *A*, karakterin tam ifadesi için yeterli gen ürününü üretir.

lıtım denir. Örneğin, A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 sırasıyla 3, 2, ve 1 fenotiplerine sahip olabilirler; Her A_2 alelini bir A_1 ile değiştirmenin etkileri basit bir şekilde eklenerek artar. Bir gen ürününün etkinliğini azaltan **İŞLEV-KAYBI** mutasyonları, sıklıkla en azından kısmen çekinik olan, baskın olduklarında sıklıkla gen ürününün etkinliğini arttıran mutasyonlardır (Şekil 8.15).

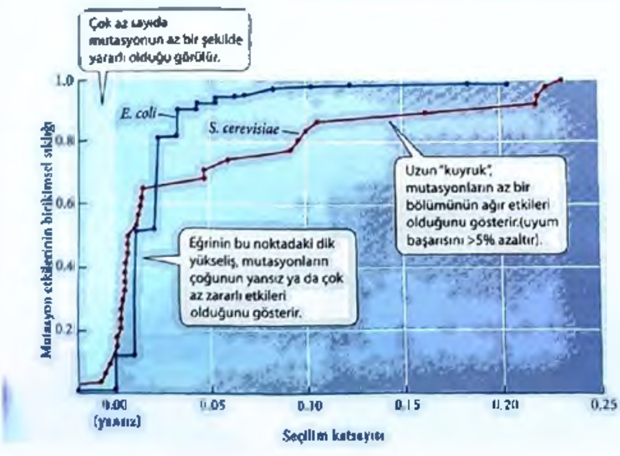
Mutasyonların uyum başarısı üzerine etkileri

Yeni mutasyonların uyum üzerine etkileri yüksek yararlılıktan yüksek zararlılığa kadar değişebilir. Şüphesiz, uyum başarısına çok hafif etkileri olan pek çok mutasyon yansız ya da neredeyse yansız mutasyonlardır (bkz. Bölüm 10). Uyum başarısını etkileyenlerin ortalama ya da net etkisi zararlıdır. Örneğin bu, Mukai'nin yukarda açıklanmış olan *Drosophila* deneyinde ortalama yaşayabilirlik düzeyindeki azalma ile (Şekil 8.10) ve *E. coli* ve maya deney toplumlarında edilen tek mutasyonların uyum başarısına etkileri ile gösterilmiştir (Şekil 8.16). Birkaç mutasyon uyumu hafifçe arttırdı, bazıları çok düşürdü ve çoğunluğunun küçük zararlı etkileri oldu. Bazı durumlarda, hafif zararlı mutasyonlar hemen hemen yansız gibi davranabilir ve toplumda birikebilirler. Bu nedenle, bir toplumda doğal seçilim ile daha hızlı atılan güçlü zararlı mutasyonlardan daha zararlı toplu etkileri vardır.

Mutasyon etkilerinin sıklık dağılımı sabit değildir, birçok mutasyonun uyum başarısına etkilerinin sonuçları, toplumun çevresine ve hatta var olan genetik bileşimine bağlıdır. Örneğin, bazı *Drosophila* deney toplumlarında yeni mutasyonlar yüzünden uyum başarısındaki azalma, sineklerin çekiştikleri kalabalık deney koşullarında, çekişmedikleri koşullara göre 10 kat daha büyüktü (Shabalina vd. 1997).

Mutasyonların çoğu **pleiotropik**tir yani birden fazla özelliği etkilerler. Örneğin, *Drosophila*'da sarı vücut (yellow) mutasyonu, sadece vücut rengini değil, erkek kur yapma davranışının birkaç bileşenini de etkiler. Bazı durumlarda, zararlı pleiotropik etkilerin temeli anlaşılmıştır; örneğin, *Drosophila* kıl sayısını etkileyen bazı mutasyonlar aynı zamanda sinir sisteminin gelişmesini bozmakta ve kılları olmayan larvaların yaşayabilirliğini azaltmaktadır (Mackay vd. 1992).

Bazı mutasyonlar yararlı olmasaydı evrim olmayacaktı. Pek çok deney, kuşak süreleri kısa olduğu ve çok büyük nüfusa sahip toplumları kolaylıkla oluşturabildiği için için faj, bakteri ve maya gibi çok küçük canlılarda yararlı mutasyonların meydana geldiğini göstermiştir (Dykhuizen 1990; Elena ve Lenski 2003).



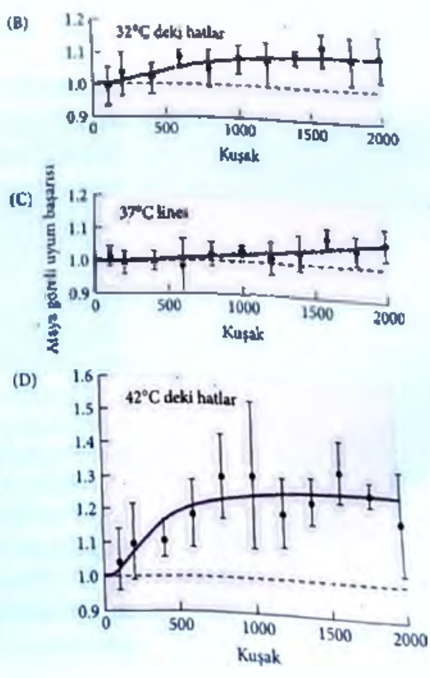
Şekil 8.16 Bakteri *Escherichia coli* ve maya *Saccharomyces cerevisiae*'de uyum başarısı üzerinde yeni mutasyonların etkilerinin gittikçe artan sıklık dağılımı. Seçilim katsayısı ne kadar büyükse, mutasyon uyum başarısını o kadar azaltır. Yararlı etkiler 0.0'ın (yansız) solundaki değerlerle gösterilmiştir. (Lynch vd. 1999'dan.)

Bakteriler dondurulabildikleri (bu süreçte genetik değişime uğramazlar) ve sonra canlandırılabildikleri için, evrimleşmekte olan bir toplumdan farklı zamanlarda alınan örnekler depolanabilir ve uyum durumları sonra doğrudan doğruya karşılaştırılabilir. Bir bakteri genotipinin uyum başarısı, ayırt edilmesini sağlayan genetik bir belirteç taşıyan, onun aynı kültürde çekişmekte olduğu bir başka genotipinkine göre sayıca artma hızı olarak tanımlanır. Örneğin, bir kültürün eşit sayılarda A ve B genotipleri ile başladığını ve 24 saat sonra B'nin A'nın iki katı sayıda olduğunu varsayınız. Eğer bakteri x kuşak boyunca büyütülürse, başlangıçtaki her bir hücreden 2^X hücre oluşur. Buna göre, A ve B genotipleri sırasıyla 2^5 ve 2^6 hızlarıyla çoğalsalardı (yani, B 24 saatte bir fazla kuşak meydana getirmiştir), göreli sayıları 32:64 ya da 1:2 olurdu. Genotiplerin göreli uyum başarıları–bu, göreli artış hızları demektir–günlük hücre bölünmesi hızı ile ölçülmektedir: yani 5:6 ya da 1.0:1.2. Genotipler aynı büyüme hızına sahip olsalardı—diyelim ki, 2^5—ikisi de sayıca artacak fakat uyum başarıları eşit olacaktı.

Richard Lenski vd. bu yöntemi *E. coli* toplumlarında şaşırtıcı bir 20,000 kuşak boyunca uyum başarısı artışını izlemek için kullandılar. Toplumların her biri tek bir bireyle başlatıldı ve bu nedenle başlangıçta genetik olarak birörnektiler. Yine de, uyum başarısı oldukça arttı—ilk başta hızla, fakat sonra azalan bir hızda (Şekil 8.17A). Benzer bir deneyde (Bennett vd. 1992), *E. coli* toplumları birçok farklı sıcaklık derecelerine hızla uyarlandılar (Şekil 8.17B,C,D).

Bakteriler gerekli bir amino asit ya da bir besinin bulunmadığı ortamda büyüyemeyecek soyların bu besi ortamlarına konularak biyokimyasal kapasitelerini etkileyen mutasyonlar için taranabilirler. Böyle besi ortamında ortaya çıkan koloniler yeni bir biyokimyasal yetenek kazandıran mutasyonların oluştuğu birkaç hücreden çoğalmış olmak zorundadırlar. Örneğin, Barry Hall (1982) *E. coli*'nin karbon ve enerji kaynağı olarak laktoz şekerini parçalamasını olanaklı kılan β-galaktozidaz enzimini şifreleyen *lac*Z geni olmayan bir *E. coli* soyunu çalıştı. Hall toplumları laktozda üreme yeteneği için taradı ve birkaç mutasyon elde etti. Farklı bir gendeki (*ebg*) bir mutasyon, normal koşullarda başka bir işlevi olan enzimi değiştirdi böylece laktozu parçalayabildi. Bir başka mutasyon *ebg* geninin düzenlenmesini değiştirdi ve üçüncü bir mutasyon *ebg* enzimini değiştirerek enzimi laktozu laktuloz'a metabolize eden enzime dönüştürdü. böylece hücrenin çevreden laktoz alımını arttıran üç mutasyon birlikte başlangıçtaki lacZ genindeki bir eksilmeyle kaybolmuş olan metabolik yetilerini yeniden oluşturdu. Böyle mutasyon ve seçilim birlikte karmaşık uyarlanmalara (adaptasyon) yol açabilmektedirler.





Şekil 8.17 *Escherichia coli*'nin deneysel toplumlarında uyarlanma. Dikey çizgiler ortalama uyum başarısı çevresinde yinelenen deneylerde toplumlar arasındaki çeşitliliğin (yüzde 95 güven aralıkları) bir ölçümünü göstermektedir. (A) 20,000 kuşak süresince 37°C'da (*E. Coli*'nin normal ortam sıcaklık derecesi) tutulan toplumlardaki uyum başarısının artması. (B-D) Üç farklı sıcaklıkta (32°C, 37°C ve 42°C) tutulan toplumlarda çok daha kısa bir zaman sürecinde (2000 kuşak) uyarlanma. Bu toplumların hepsinde başlangıçta genetik çeşitlilik olmadığı için, uyarlanmadaki artış yeni yararlı mutasyonlar üzerinde doğal seçilimin işlemesine bağlıdır. (A Cooper ve Lenski 2000'den; B-D Bennett vd. 1992'den.)

Mutasyonun sınırları

En şiddetli etkileri olan mutasyonların bile *önceden var olan* bir ya da daha çok özelliğin değişimine neden olduğu yeterince güçlü bir şekilde vurgulanamaz. Fenotipik etkileri olan mutasyonlar gelişimsel oluşumları değiştirir fakat var olmayan gelişimsel temelleri değiştiremezler. Kanatlı atlar ve melekleri tasarlayabiliriz fakat mutant atlar ya da insanlar hiç bir zaman omuzlarından kanatlar çıkarmayacaklardır, çünkü böyle kanatlar için gelişimsel temelleri yoktur.

Düşünülebilen bazı mutasyonların ortaya çıkma ve evrime katkıda bulunma olasılığı diğerlerinden fazla olsaydı evrimin yönü kısıtlanabilirdi. Örneğin, yeşil alg *Volvox carteri*'nin laboratuvar stoklarında, üreme hücrelerinin sayı ve büyüklükleri arasındaki ilişkiyi etkileyen yeni mutasyonlar diğer *Volvox* türlerinde bu özelliklerin tipik durumuna karşılık gelir (Koufopanou ve Bell 1991).

Birkaç ya da birçok lokusun bir özelliği etkileme (polygeny) durumu gibi, eğer birçok farklı mutasyon belirli bir fenotipi oluşturabilirse, mutasyon evrimin yönünü ve hızını çok fazla kısıtlamayabilir. Örneğin, bakıra-dayanıklı farklı maymun çiçeği, *Mimulus guttatus soyları* çaprazlandığı zaman F2 kuşağında bakır-dayanıklılığının çeşitliliği her iki atasal toplumunkinden daha büyüktür ve bu, toplumların dayanıklılık kazandıran lokuslarda farklı olduklarını işaret etmektedir (Cohan 1984).

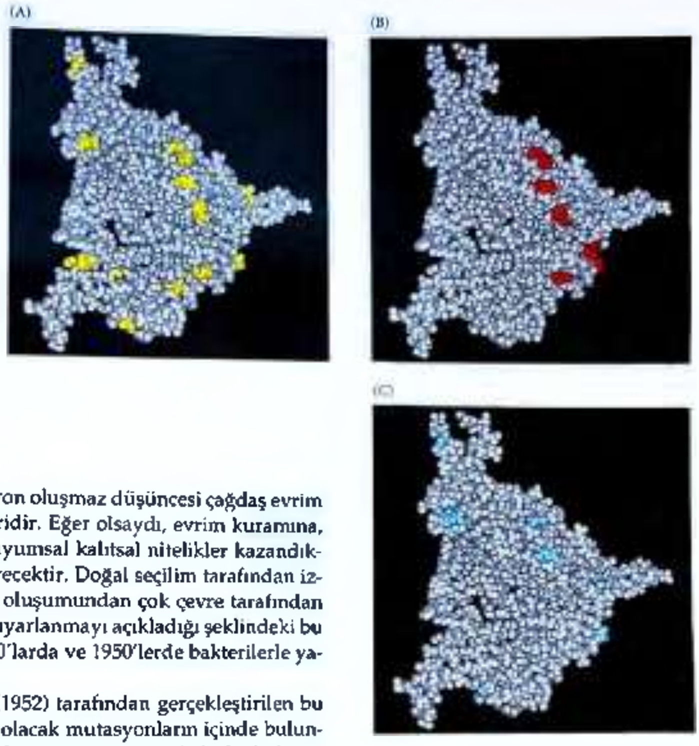
Yine de, bazı yararlı fenotipler görünüşe göre çok az ya da, belki de, yalnız bir lokustaki mutasyonla oluşturulmuş olabilir. Böyle örneklerde, nadir mutasyonların girişi türlerin uyarlanma yetisini sınırlayabilir. Gerekli mutasyonların seyrekliği, türlerin neden çevrelerinde daha geniş çapta bir uyarlanma göstermediklerinin ya da genel olarak türlerin olduklarından daha kolayca uyum sağlayamadığının nedenini açıklamaya yardım edebilir (Bradshaw 1991). Örneğin, Farklı *Drosophila melanogaster* toplumlarında böcek öldürücü dieldrine direnç aynı mutasyonun yinelenme yoluyla ortaya çıkmasına dayanır. Dahası, diğer iki sinek ailesinde de dieldrine direnç kazandıran genlerle aynı olduğu düşünülmektedir (ffrench-Constant vd. 1990). Bu, çok az genin, belki de yalnızca bu genin dieldrin dirençliliği kazandıran mutasyonlara uğradığı anlamına gelir ve böyle bir mutasyon çok nadir bir olaydır.

Wichman vd. (2000) yüksek sıcaklıklarda konak bakterinin iki türüne uyarlanmış yakın akraba bakteriyofaj ϕX174 ve S13 soylarının deneysel toplumlarını çalıştılar. Toplumlarda birçok amino asit değişiminin az sayıda yerde, çoğu yeniden ortaya çıktı ve bu değişimlerin çoğu doğal toplumlarda bulunan çeşitlilikle ve hatta iki tip faj arasındaki farklılıklarla örtüştü (Şekil 8.18). Bu sonuç bu fajların doğal evriminin sadece sınırlı sayıda yolakları izleyebileceğini, yararlı mutasyonların olası çeşitleriyle kısıtlandığını göstermektedir (Wichman vd. 2000).

Rasgele Bir Oluşum Olarak Mutasyon

Mutasyonlar rasgele oluşurlar. Bu sözün ne anlama gelip ne anlama gelmediğini anlamak son derece önemlidir. (1) Bu, bütün olası mutasyonların eşit oluşması anlamına gelmez, çünkü, daha önce belirttiğimiz gibi bazı tasarlanabilen dönüşümler için gelişimsel temeller bulunmamaktadır. (2) Tüm lokuslar ve lokus içi bölgelerin aynı şekilde mutasyona uğrayabileceği anlamına gelmez, çünkü genetikçiler lokus içinde ve lokuslar arasında gerek fenotipik gerekse moleküler düzeyde mutasyon hızlarındaki farklılıkları tanımlamışlardır. (3) Çevresel öğeler mutasyon hızlarını etkileyemez anlamına gelmez: daha önce belirtildiği gibi kimyasal mutajenler kadar, mor ötesi ve diğer ışınlar da, mutasyon hızlarını arttırırlar.

Mutasyon iki anlamda rastlantısaldır. Birincisi, belli bir mutasyonun olma *olasılığını* kestirebilmemize karşın, büyük sayıdaki gen kopyalarından hangisinin mutasyona uğrayacağını bilemeyiz. Mutasyonun kendiliğinden oluşum süreci belirleyici (deterministik) olmaktan çok rastgele (stokastik)tir. İkincisi, ve daha önemlisi, *belirli bir mutasyonun olma şansı, canlının içinde yaşadığı ortamda mutasyonun yararlı olup olmayacağından etkilenmez anlamında, mutasyon rastlantısaldır.* Bu demektir ki, çevre uyumsal mutasyonlara neden olmaz. Gerçekten, çoğu çevresel etmenlerin sadece doğru baz çifti değişimlerinin gerçekleşmesini belirleyerek mutasyon oluşumunu yönlendiren bir mekanizmasını düşünmek zordur.



Şekil 8.18 ϕX174 ve S13 faj soylarının önemli bir kapsül proteininin (gpF) benzer amino asit değişimlerini gösteren yüzeyi. (A) Deneysel hatlarda değişim geçiren amino asitler sarı ile gösterilmiştir. (B) Kırmızı ile gösterilen amino asitlerin yabanıl fajın iki bakteri konak türünün her birinde uyum başarısını etkilediği bilinir. (C) İki özgün soy, ϕX174 ve S13 arasındaki farklılıkları temsil eden amino asitler, mavi ile gösterilmiştir. Bu faj soyları arasındaki doğal olarak evrimleşmiş tüm farklılıkların deneysel hatlarda da meydana geldiğini not ediniz. (Wichman vd. 2000'den.)

Uyarlanmaya yönelik mutasyon oluşmaz düşüncesi çağdaş evrim kuramının temel ilkelerinden biridir. Eğer olsaydı, evrim kuramına, canlıların çevreye yanıt olarak uyumsal kalıtsal nitelikler kazandıkları gibi, Lamark tarzı bir öğe girecektir. Doğal seçilim tarafından izlenilen kendiliğinden mutasyon oluşumundan çok çevre tarafından yönlendirilen mutasyonlarların uyarlanmayı açıkladığı şeklindeki bu "yeni Lamarkçı" düşünceler 1940'larda ve 1950'lerde bakterilerle yapılan deneylerle yanlışlanmıştır.

Joshua ve Esther Lederberg (1952) tarafından gerçekleştirilen bu deneylerden biri, canlıya yararlı olacak mutasyonların içinde bulunduğu çevreye maruz kalmadan oluştuğunu göstermiştir. Lederbergler KÜLTÜR KOPYALAMA (replica plating) tekniğini kullandılar (Şekil 8.19). Bir tek hücreden elde edilen bir *E. coli* kültürü kullanarak, Lederbergler hücreleri penisilinsiz bir "ana" agar plağına yaydılar. Her bir hücre ayrı bir koloni oluşturdu. Kültür kabına kadife bir kumaş bastırdıktan sonra kumaşı, penisilin antibiyotiği içeren besi yeri bulunan yeni bir kültür kabına dokundurdular, böylece her koloniden bazı hücreleri, kolonilerin bir düzlem üzerinde konumlarının aynı olduğu kopya kaba aktarmış oldular. Kopya kapta penisiline-dirençli mutant hücrelerden çoğalan birkaç koloni ortaya çıktı. Ana plaktaki bütün koloniler penisilin-direnci için sınandığı zaman, yalnız ve yalnız penisilin dirençli hücrelerin kaynağı olmuş olan koloniler direnç gösterdiler, bu ise mutasyonların bakteriler penisiline maruz bırakılmadan önce oluşmuş olduğunu göstermektedir.

Böyle deneyler nedeniyle, biyologlar genellikle, mutasyonun uyarlanma bakımından yönlendirilmiş değil, raslantısal olduğunu kabul ettiler. Bununla birlikte, bazı araştırmacılar yine *E. coli* ile, görünüşe göre bazı yararlı mutasyonları çevrenin yönlendirilebildiğini belirten sonuçlar bildirdiler. Bu araştırıcıların yorumlarına diğer araştırmacılar karşı çıktı ve şu ana kadar yönlendirilmiş mutasyon için ikna edici bir kanıt görünmemektedir (Sniegowski ve Lenski 1995; Brisson 2003).

Yenidenbirleşim ve Çeşitlilik

Tüm genetik çeşitlilik kökenini sonuçta mutasyona borçludur, fakat kısa vadede toplumlardaki genetik çeşitliliğin büyük bir bölümü yenidenbirleşim ile ortaya çıkar. Eşeyli üreyen ökaryotlarda, genetik çeşitlilik iki işlemle ortaya çıkmaktadır: genetik olarak farklı iki eşey hücresinin birleşmesi ve benzeşik olmayan kromozomların bağımsız ayrılması, ve benzeşik kromozomlar arasındaki çapraz kesişmeye (crossingover) borçlu olunan farklı alel birleşimleri sonucu eşey hücrelerinin oluşumu genetik çeşitliliğe yol açmaktadır.

Şekil 8.19 Lederbergler'in penisilin direnç mutasyonlarının, penisilin etkisinde bırakılmanın neden olmasından çok, penisiline maruz bırakılmadan önce, kendiliğinden ortaya çıktığını göstermek için kullandığı kültür kopyalama (replica plating) yöntemi. Hepsi bir tek hücreden türemiş bir çok *E. coli* kolonisi içeren agarlı bir kültür kabı ile başladılar (basamak 1). Bu asıl kültür kabında agar üzerindeki kolonileri penisilin direnci için sınadılar (basamak 2). Kültür kabına karşı bir kadife bezi bastırdılar (basamak 3), böylece her koloniden bazı hücreleri kadifeye aktardılar. Sonra kadifeyi penisilin içeren besiyeri bulunan yeni bir kültür kabına dokundurdular (basamak 4), bakterileri alınmış oldukları asıl kültür kabındaki aynı konumsal ilişkilerde bu eş kültür kabına aktarmış oldular. Eş kültür kabında birkaç koloni ortaya çıktı (basamak 5), bunlar penisiline-dirençli mutant hücrelerden gelişmiş olan kolonilerdi. Yalnız asıl kültürdeki penisiline-dirençli hücrelerin kaynağı olmuş olan koloniler eş kültür kabında ürediler. Bu, mutasyonların bakteriler penisiline maruz bırakılmadan önce oluştuğunu gösteren bir yöntemdir.



Yenidenbirleşim ile ortaya çıkabilecek potansiyel genetik çeşitlilik çok büyüktür. Yalın bir örnek verecek olursak: eğer bir birey beş çift kromozomundan her birinde sadece bir lokusta heterozigotsa, eşey hücrelerinde bağımsız-ayrılma kendi başına $2^5 = 32$ alel birlikleri üretir ve böyle iki birey arasındaki çiftleşme, yavrudöl arasında $3^5 = 243$ genotip olabilecektir. Eğer her bir lokus farklı bir niteliği etkiliyorsa, bu özellik birleşimleri büyük bir çeşitliliği temsil etmektedir. Eğer beş lokusun tümünün, vücut büyüklüğü gibi, tek bir poligenik özellik üzerine eşit ve birikici etkisi varsa, yavrudöl arasındaki çeşitliğin büyüklüğü anababalar arasındaki farkı çok geçer. Örneğin, eğer bir genotipte + ve – alellerinin her birinin diğerinin yerine geçmesi fenotipe bir birim ekler ya da çıkartır. İki beşli heterozigot anababanın (ikisi de + – + – + / – + – + –), ikisi de 20 büyüklüğünde, büyüklükleri 15 (–/ – beş lokusun herbirinde) ile 25 (+ / + beş lokusun herbirinde) arasında değişen yavrudöl yapabilir. (Şekil 8.12'de Taç yaprak uzunluklarının F_1 ve F_2 dağılımlarını karşılaştırınız).

Yenidenbirleşimle ne kadar çeşitlilik yaratılabildiğini değerlendirmek için, büyük toplum genetikçisi Theodosius Dobzhansky liderliğinde bir grup, yabanıl bir *Drosophila pseudoobscura* toplumundan "çıkardıkları" (çaprazlama dizileriyle; bkz. Şekil 9.8) kromozomların etkilerini çalıştı (Spassky vd. 1958). Bu türün doğal bir toplumundan aynı alelli (homozigot) kromozomların yumurtadan ergine yaşama başarısına etkileri büyük çeşitlilik gösterdi (Şekil 9.9). Bununla birlikte, Dobzhansky grubu homozigot iken hemen hemen aynı, normal yaşayabilirliğe yakın yaşayabilirlik kazandıran 10 özdeş kromozom seçti ve o kromozomları taşıyan bireyler arasında olanaklı bütün çaprazlamaları yaptı. Krossingover gerçekleşmiş olan F_1 dölünün dişilerinden yenidenbirleşimli kromozomları çıkarttılar ve homozigot durumda yaşayabilirlik üzerine etkilerini ölçtüler. Özgün 10 kromozom yaşayabilirliğe etkileri bakımından biraz farklı olsa da, yenidenbirleşimli kromozomlar arasındaki yaşayabilirliğin değişkesi doğal toplumlardan çok daha büyük kromozom örnekleri için homozigotlar arasındaki değişkenin yüzde 40ından fazlaydı. Buna

göre sadece 10 kromozom arasındaki tek bir yenidenbirleşim yabanıl bir toplumdaki çeşitliliğin büyük bir bölümünü üretir. Yenidenbirleşimle oluşan kromozomların bazıları "sentetik öldürücüler"dir, homozigot duruma getirildikleri zaman öldürücü olan kromozomlar normal yaşayabilirlik oluşturan iki kromozom arasındaki yenidenbirleşim anlamına gelir. Bu buluş herbir özgün kromozomun kendi başına yaşayabilirliği azaltmayan bir alel taşıdığına işaret eder, fakat diğer kromozomdaki diğer bir alel ile bir araya geldiği zaman ölüme neden olduğu görülmektedir.

Yenidenbirleşim genetik çeşitliliği hem arttırır ve azaltır. Eşeyli üreyen toplumlarda, gelecek kuşağa genotipler değil genler aktarılır: genotipler, canlıların ölümü ile son bulurlar ve her kuşakta yeni bir biçimde yeniden oluşurlar. Böylece, yenidenbirleşim ile olağandışı, elverişli gen birleşimleri ara sıra ortaya çıkabilir, fakat eğer onu taşıyan bireyler toplumun diğer üyeleriyle çiftleşirse, aynı oluşum ile derhal kaybolacaktır. Aynı şekilde, eğer bazı bireyler çoğunlukla vücut büyüklüğünü arttıran + alellere sahipse (+ + +/+ + +) ve diğerleri çoğunlukla onu azaltan – alellere sahipse (– – – / – – –), toplum vücut büyüklüğünde oldukça büyük çeşitlilik sergileyecektir. Fakat, yenidenbirleşim göz önünde tutulursa, yavrudölün çoğu + ve – alellerinin karışımını kalıtlayacaklar ve oldukça benzer orta büyüklüklerde olacaklardır. (Şekil 8.12'de P kuşağını F_1 ve F_2 ile karşılaştırınız). Yenidenbirleşimin, bu nedenle, çeşitlilik üzerinde karmaşık etkileri vardır: elverişli gen birliklerini bozarak uyarlanmayı yavaşlatır ve mutasyonla ortaya çıkan alellerin çok sayıda farklı birleşimlerini doğal seçilime sunarak, uyarlanmayı hızlandırır.

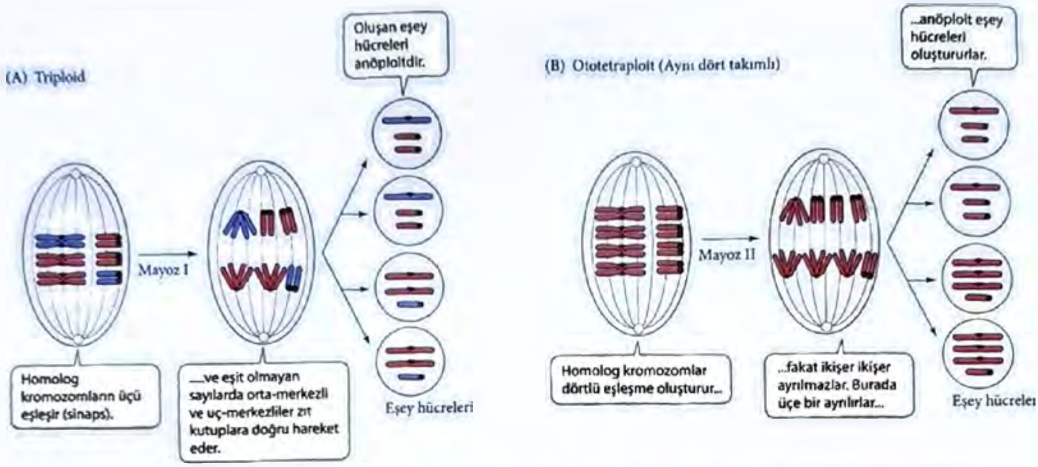
Karyotip Değişimleri

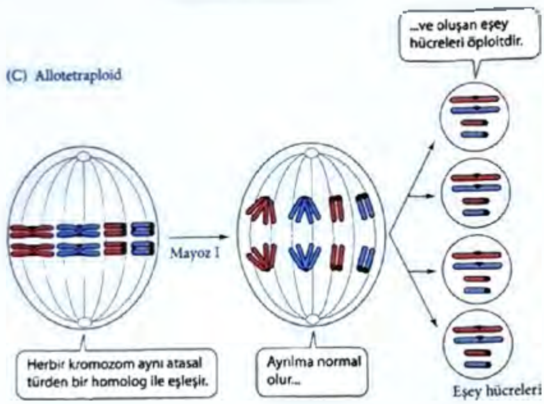
Bir canlının **karyotipi**, kromozomlarının tamamının tanımıdır: onların sayısı, büyüklüğü, şekli ve iç düzeni. Karyotip değişimleri dikkate alındığında, bir kromozomun tümünün ya da büyük bir parçasının kaybının, genellikle genlerin kaybı nedeniyle bir eşey hücresinin ya da bir canlının yaşayabilirliğini azalttığını akılda tutmak önemlidir. Ayrıca, bir eşey hücresi ya da canlı eğer **aneuploid** ise ya da "dengesiz" kromozom kadrosuna sahipse, örneğin, eğer normal diploid bir canlı kromozomlarından birinin üç kopyasına sahipse, yaşayamaz ya da düzgün gelişemez. (Örneğin, kromozom 21'in üç kopyasına sahip insanların, Down sendromu ya da trizomi-21 durumu olanlarda beyin ya da diğer kusurların olması).

Görmüş olduğumuz gibi, kromozom yapısı, kalıtsal madde miktarını ikilenme (duplikasyon) ve eksilmelerle (delesyon) değiştirilebilir (bkz. Şekil 8.5). Karyotipin diğer değişimleri tam kromozom sayısının katları halindeki (**polyploidy=çok takımlılık**) ve bir ya da daha fazla kromozomun yeniden düzenlenmesi şeklindeki değişimlerdir.

Çok takımlılık (Polyploidy)

Diploid bir canlıda benzeşik kromozomların iki tam takımı vardır (2N); poliploid bir canlıda ise ikiden fazla vardır. (Kromozomları tartışırken, N eşey hücresindeki farklı kromozomların sayısını ya da haploid takımdaki kromozom sayısını gösterir ve sayılar her bir otozomun temsilcierinin sayısını ifade eder). Çok takımlı canlılar (Poliploitler) birkaç şekilde oluşabilir, özellikle mayozda indirgeme (reduction) bölünmesi başarısız olduğu zaman diploid ya da indirgenmemiş eşey hücreleri yapılır (Ramsey ve Schemske 1998). İndirgenmemiş bir eşey hücresi (2N kromozomlu) ile indirgenmiş bir eşey hücresinin (N kromozomlu) birleşmesi üç takımlı (triploid 3N) bir zigot oluşturur. Üç takımlılar (Triploidler) çok az döl verirler çünkü eşey hücrelerinin çoğunda anöploit kromozom takımları vardır. Kromozomların ayrılması sırasında, her yavru hücre bazı kromozomlardan bir kopya ve diğer bazılarından iki kopya alabilir (Şekil 8.20A). Eğer bir üç takımlının indirgenmemiş (3N) bir eşey hücresi diploidin normal bir eşey hücresiyle (N) ya da ister üç takımlı isterse iki takımlı anababadan gelsin iki iki takımlı eşey hücresi birleşirse dört takımlı (tetroploit, 4N) yavrudöl oluşabilir. Diğer böyle birleşmeler, altı takımlı (heksaploit, 6N), sekiz takımlı (oktoploit, 8N) ve hatta daha yüksek çok takımlı genotipleri oluşturabilir.





Şekil 8.20 Bazı poliploidlerde mayozda kromozomların ayrılması. Her kısım mayoz I'de iğ ipliğinde benzeşik kromozom eşleşmesi ve ayrılması, ve mayoz II'de dört haploid ürünü göstermektedir. İki benzeşik kromozomun iki takımı, bir orta merkezli (metasentrik) ve bir uç merkezli (akrosentrik) gösterilmektedir; herbiri mayoza iki benzer kardeş kromatidle başlar. Aynı renkli bütün kromozomlar (kırmızı ya da mavi) bir türden gelmiştir.

Bir tetraploidin dört benzeşik kromozomunun her bir takımı mayoz sırasında bir dörtlü olarak dizilir ve sonra dengeli bir (iki iki) ya da dengesiz (bir üç) şeklinde ayrılabilir (Şekil 8.20B). Böyle bazı üç takımlılarda, anöploit eşey hücreleri oluşabilir ve çok düşebilir. Diğer durumlarda verimlilik, dört kromozom dörtlü dizilmez de iki çift halinde normal olarak ayrılabilir, dengeli (öploit), yaşayabilir eşey hücreleri oluşabilir böylece verimlilik normal ya da normale yakındır. Bunun için, kromozomların birbirlerini tanıyabilmeleri ve diğer üç kromozomla değil de tek benzeşik kromozomla eşleşebilmeleri için farklılaşmış olmaları gerekir.

Bitki türlerinin birçoğu ve birkaç alabalık, ağaç kurbağası ve diğer hayvan türleri çok takımlılık poliploidiy ile ortaya çıkmıştır (bkz. Bölüm 16). Çok takımlı çiçekli bitkilerin oranının tahminleri yüzde 50-70 arasında değişmektedir (Stace 1989). Yakın zamanda ortaya çıkan bazı çok takımlılar aynı türün indirgenmemiş eşey hücrelerinin birleşmesiyle oluşmuşlardır: bu canlılar **otopoliploitler** (aynı çok takımlılar) olarak bilinirler. Fakat çoğunluğu yakın ilişkili türler arasında melezlenme ile ortaya çıkmış olan **allopoliploitlerdir** (ayrı çok takımlılar). Allopoliplotlerde, atasal türlerin kromozomlarının çoğu tanınmak için ve çift oluşturmak için herbir atasal kromozomdan yeterince farklıdır. Böylece bir allotetraploitte, mayoz sırasında, örneğin kromozomlar dörtlükler olarak değil daha çok çiftler olarak ayrılır (Şekil 8.20C).

Kromozom yeniden düzenlenmeleri

Karyotipik değişimlerin diğer bir çeşidi de kromozomların yapısındaki değişimlerdir. Bu değişimlere kromozom kırılmaları ve parçalarının yeni biçimlerde yeniden birleşmeleri neden olur. Böyle bazı değişmeler mayozda kromozomların ayrılma biçimini etkileyebilir ve böylece yaşayabilen eşey hücrelerinin oranını etkiler. Kromozom yeniden düzenlenmelerinin çoğunun biçimsel ya da diğer özelliklerinde

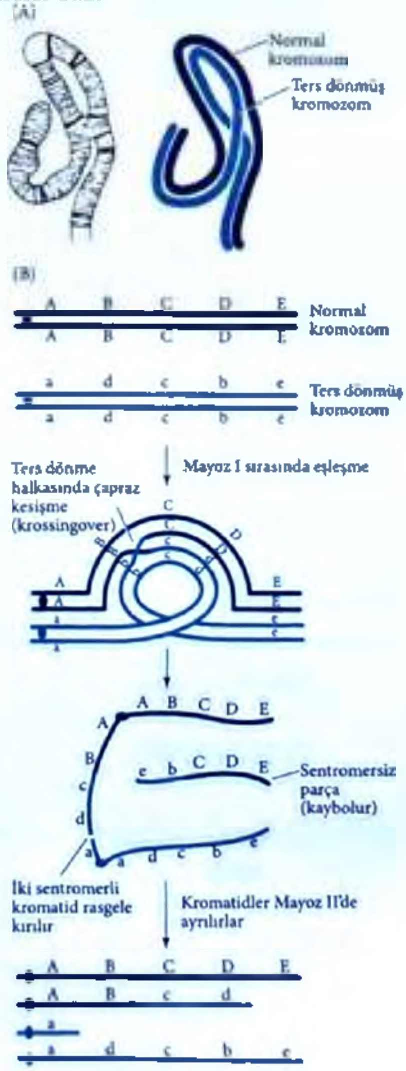
doğrudan etkileri yok gibi görünse de bazen gen dizisinin değişmesi bazı genleri diğer genlerin kontrol bölgelerinin etkisi altına getirir ve böylece onların ifadesini değiştirir. Böyle "konum etkileri"nin evrimsel değişmeye katkıda bulunmuş oldukları kesin değildir. Canlı bireyleri yeniden düzenlenmiş bir kromozom için homozigot ya da heterozigot olabilir ve bazen **homokaryotipler** ya da **heterokaryotipler** olarak anılır.

TERS DÖNMELER (İNVERSİYONLAR). ABCDE'nin genler gibi belirteçlerin sırasını gösterdiği bir kromozomun bir parçası düşününüz. Eğer bir düğüm oluşursa ve üstüste bindikleri noktada bir kırılma ve yenidenbirleşme ortaya çıkarsa, ADCBE gibi yeni bir dizi oluşabilir. (Ters dönmüş olan dizinin altı çizilmiştir.) Öyle bir ters dönme, yeniden düzenlenmiş gen sırası ile, sentromeri içine alıyorsa PERİSENTRİK, içine almıyorsa PARASENTRİKtir.

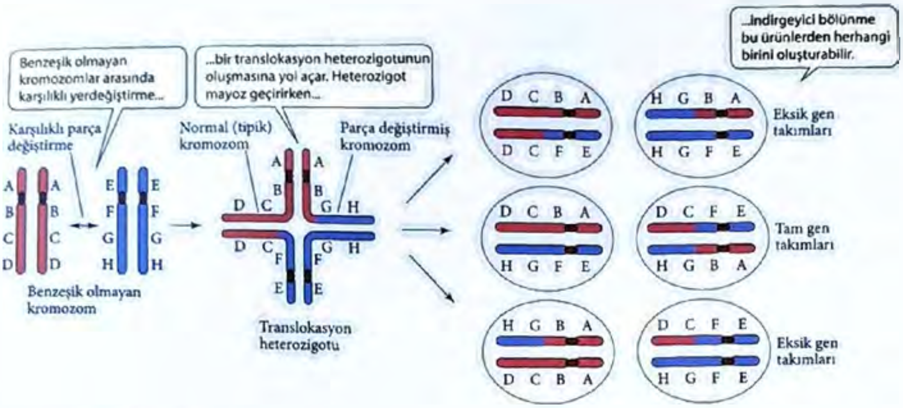
Bir ters dönme (inversion) heterozigotunda mayotik sinapsı sırasında, bazen mikroskop altında gözlenebilen, normal ve ters dönen kromozomların üzerindeki genlerin sıraya dizilmesi bir düğüm oluşmasını gerektirir (Şekil 8.21A). Şimdi bir parasentrik inversiyonda B ve C lokusları arasında çapraz kesişme olduğunu varsayın (Şekil 8.21B). Dört iplikten ikisi etkilenmiştir. Bir iplik bazı gen bölgelerini (A) ve sentromer içermez; kutuplardan birine gitmeyecek ve kaybolacaktır. Etkilenen diğer iplik bazı genetik malzemeyi kaybettiği gibi iki sentromeri vardır ve bu sentromerler aksi kutuplara çekilirken kromozom kırılır. Oluşan yavru hücreler bazı gen bölgelerinden yoksundur ve yaşayabilen eşey hücreleri meydana getirmez. Sonuç olarak, ters dönme heterokaryotiplerinde (fakat homokaryotiplerde değil), birçok eşey hücresi yaşayamadığı için *verimlilik azalır* ve yeniden bileşimle oluşan kromozomları taşıyan ve bazı genetik malzemeyi yitirmiş olan eşey hücreleri yaşayamazlar ve *yenidenbirleşim fiilen baskılanır, çünkü* bir kısım genetik materyali eksik olan yeniden birleşmiş kromozomları taşıyan eşey hücreleri yaşayamazlar.

Drosophila'da ve diğer bazı sineklerde (Diptera), bununla birlikte, genetik malzemesi eksik olan yenidenbirleşim kromozomları mayoz sırasında kutup hücrelerine girer ve böylece dişi verimliliği azalmaz. Özellikle *Drosophila* ve diğer bazı sineklerde ters dönmeleri çalışmak kolaydır, çünkü larvaların tükrük bezlerindeki dev (politen) kromozomlar sürekli sinapsta kalırlar (böylece ters dönme ilmikleri kolayca görülür) ve çünkü bu kromozomlar görünürde tek gene karşılık gelen bantlar sergiler Bu bant desenleri bir süpermarketteki barkodlar kadar belirgindir, öyle ki deneyimli bir araştırıcı farklı bant dizilerini tanıyabilir. TERS DÖNME polimorfizmleri *Drosophila*'da yaygındır. Örneğin, *Drosophila pseudoobscura*'da üçüncü kromozomun 20'den fazla farklı kromozom düzenlenmesi tanımlanmıştır. Ve bunlar hem genetik hem de filogenetik açısından ayrıntılı olarak çalışılmışlardır.

KROMOZOMLARARASI PARÇA DEĞİŞİMLERİ (TRANSLOKASYON) Benzeşik olmayan iki kromozom, kırılma ve yeniden birleşme ile karşılıklı parça değişimi yapabilir (Şekil 8.22). Bir heterozigot translokasyon karyotipinde mayoz sıklıkla yüksek oranda anöploit eşey hücreleri üretir,



Şekil 8.21 Kromozom ters dönmeleri (Kromozom inversiyonları). (A) *Standard* ve *Arrowhead* düzenlemesi için heterozigot bir *Drosophila pseudoobscura* larvasının bir tükrükbezi hücresinde eşleşmiş kromozomlar. İki benzeşik kromozom sımsıkı eşleştiği tek bir kromozom gibi görünür. Çizenekte gösterildiği gibi "köprü" ilmik oluşturur. Mayoz geçirmekte olan üreme hattı (germ line) hücrelerinde de benzer eşleşme oluşur. (B) B-D bölgesinin bir inversiyonu bakımından farklı benzeşik kromozomlar ve eşleşme sırasındaki görünümü. İki kromatid (B ve C) arasında çapraz kesişme bir sentromeri veya önemli gen blokları olmayan ürünler verir. Bu ürünler yaşayabilir eşey hücreleri yapamadığı için, çapraz kesişme baskılanmış gibi görünür. Yalnız ters dönme yapmayan iki kromatid alan hücreler yaşayabilir eşey hücreleri olurlar. (Strickberger 1968'den.)



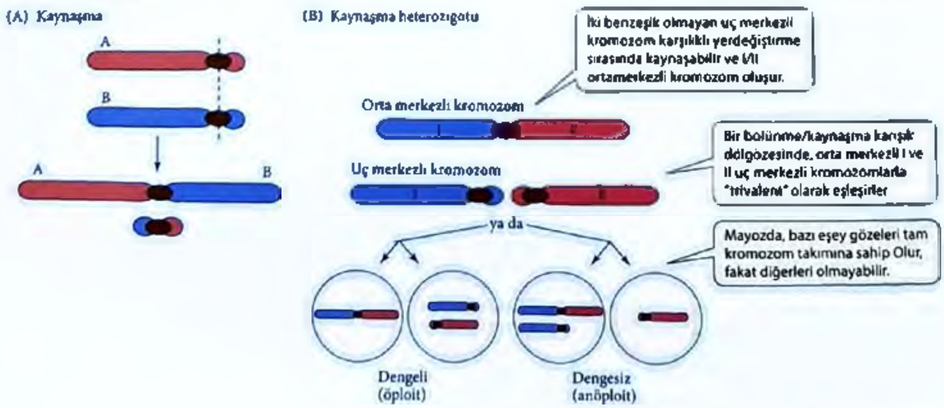
Şekil 8.22 İki özdeş olmayan kromozom arasında karşılıklı parça değiş-tokuşu bir translokasyon heterozigotunun ortaya çıkmasına yol açar. Bu heterozigot mayoz bölünme geçirirken, ürünlerin çoğu eksik gen takımlarına sahip olacaklardır.

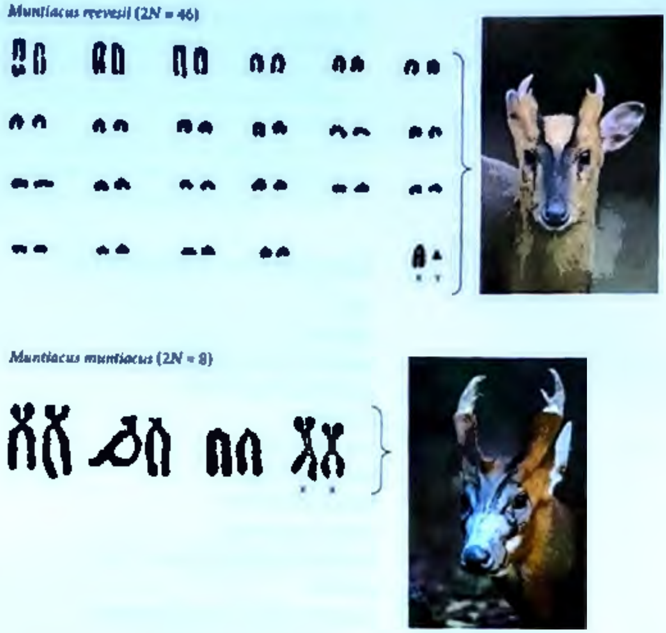
böylece heterozigot yer değişimlerinin verimliliği yüzde 50 ya da daha fazla düşer. Bu nedenle doğal toplumlarda translokasyon çeşitliliği nadirdir. Bununla beraber, gen gruplarının bir kromozomdan diğerine taşınmasının etkisi olarak, yakın akraba türler bazen yer değişimleriyle translokasyon ayrılırlar. *Drosophila miranda* erkeğinin Y kromozomu, örneğin, yakın akraba türlerin otozomlarının birinin bir parçasına benzeşik bir parça içerir.

BÖLÜNMELER VE KAYNAŞMALAR (FISSIONS AND FUSIONS). Sentromeri bir ucun yakınında olan UÇMERKEZLİ (ACROCENTRIC) kromozomlar, kromozomu iki kola ayıran sentromerleri ortada bir yerde olan ORTA MERKEZLİ (METACENTRIC) kromozomlardan ayırdetmek yararlıdır. En basit kromozom KAYNAŞMA biçiminde, iki benzeşik olmayan akrosentrik kromozom sentromerlerin yakınında karşılıklı yer değiştirme geçirir ve birleşerek orta merkezli (metasentrik) bir kromozom oluşturur (Şekil 8.23A). Daha nadir olarak, bir metasentrik kromozom bölünme (fission) geçirir. Yalın bir kaynaşma heterokaryotipinin iki akrosentrik kromozomun A ve B kollarıyla benzeşik olan AB diyebileceğimiz kolları bulunan metasentrik bir kromozomu vardır. AB, A ve B birlikte "trivalent" halinde yakınlaşır (synaps) (Şekil 8.23B).Yaşayabilir eşey hücreleri ve zigotlar sıklıkla oluşur, fakat anöploit eşey hücrelerinin sıklığı, özellikle de daha karmaşık birleşme desenleri için oldukça yüksek olabilir (bkz. Bölüm 16). Kaynaşmaya bağlı kromozom sayısındaki farklılıklar, sıklıkla yakın akraba türlerin ya da aynı türün farklı coğrafi toplumlarının ayrılmasını sağlar.

KROMOZOM SAYISI DEĞİŞİMLERİ. Şimdiye kadar kapsadığımızı özetleyecek olursak, çok takımlılık (özellikle bitkilerde), kromozomların yer değişimleri, bölünmeler ya

Şekil 8.23 (A) İki uç merkezli (akrosentrik) kromozomun A ve B kollarını oluşturan basit bir kaynaşma (fussion). (B) Bir kaynaşma heterozigotunun mayozda ayrılması (segregation) genetik materyalin öploit (dengeli) ve anöploit (dengesiz) takımlarını üretebilir.





Şekil 8.24 İki yakın ilişkili muntjac (havlayan geyik) türünün diploid kromozom takımı yakın ilişkili türler arasında bilinen karyotipte en ekstrem (uç) farklılıkların birini temsil eder. Karyotipteki bu farklılıklara rağmen, türler fenotipik olarak çok benzer. (*Muntiacus reevesii* fotoğrafı © Mike Lane / Alamy Images; *Muntiacus muntiacus* © OSF / photolibrary.com)

da kaynaşmaları kromozom sayısının evrimi için mutasyona bağlı temellerdir. Örneğin, memeliler arasında haploid kromozom sayısı 3 ile 42 arasında değişir (Lande 1979) ve böcekler arasında bir karınca türünde 1 ile bazı kelebeklerdeki 220 arasında değişir (hayvanlardaki en yüksek sayı). Akraba türler karyotipte bazen çarpıcı şekilde farklıdır: en uç örneklerden biri, iki çok benzer havlayan geyik türü, *Muntiacus reevesii* ve *M. muntiacus*, sırasıyla 23'e karşı 3 ya da 4 haploid kromozoma sahiptir (Şekil 8.24). Bütün özelliklerde olduğu gibi, karyotip evrimi sadece mutasyon değil, fakat aynı şekilde diğer süreçleri de gerektirir (bkz. Bölüm 16).

Herhangi bir kromozomun yeniden düzenlenmesinin kendiliğinden ortaya çıkış hızı (örn., karşılıklı parça değişimi) oldukça yüksektir: yaklaşık eşey hücresi başına10^{-4} – 10^{-3} (Lande 1979). Bununla birlikte, herhangi bir yerde kırılma içeren belirli bir yeniden düzenlenme nadiren ortaya çıkar ve genellikle benzersiz olduğu düşünülür.

Özet

1. Gen ya da kromozom mutasyonları sonradan kopyalanan değişimlerdir. Genellikle yeni türler oluşturmaz, fakat daha çok bir tür içinde değişik kromozomları ya da genleri (aleller, haplotipler) oluştururlar.
2. Moleküler düzeyde, gen mutasyonları baz çifti değişimleri, çerçeve kaymaları, bir ya da daha çok baz çiftinin (ya da genlerin tamamının dahil olabileceği daha uzun dizilerin) ikilenmelerini ve eksilmelerini ve çeşitli yerdeğiştirebilen öğelerin eklenmesi nedeniyle oluşan değişimleri içerir. Gen içinde yeniden birleşim ile de yeni DNA dizileri ortaya çıkar.
3. Herhangi bir mutasyonun ortaya çıkma hızı oldukça düşüktür: fenotipik etkileri ile saptanan mutasyonlar için bu hız, yaklaşık her eşey hücresi için ortalama 10^{-6}–10^{-5}, ve her baz çifti için yaklaşık 10^{-9}dir. Mutasyon hızı, kendi başına, alel sıklıklarının önemli değişimine neden olmak için çok düşüktür. Bununla birlikte, mutasyonun genetik çeşitliliğe toplam girdisi, bütün olarak genoma ya da bireysel çok genli özellikler için kayda değerdir.
4. Bir mutasyonun neden olduğu morfolojik ya da fizyolojik niteliklerin değişimi hiçten güçlüye değişmektedir. Kısmen çoğu mutasyonun pleiotropik etkileri olduğundan, mutasyonların uyum başarısı üzerine *ortalama* etkileri zararlıdır, fakat bazı mutasyonlar yararlıdır.
5. Mutasyonlar önceden var olan biyokimyasal ya da gelişimsel yolakları değiştirirler, buna göre olası tüm mutasyon sonucu değişimler olanaklı değildir. Bazı uyarlanma değişiklikleri, doğru mutasyon tam doğru gende olmaksızın, olanaklı olmayabilir. Bu nedenlerle, evrimin hızı ve yönü bazı durumlarda mutasyonların bulunmasından etkilenir.
6. Mutasyonların rasgele olduğu gözükmektedir, bir bakıma olma olasılıkları çevre tarafından istenen yönlere yöneltilemez, ve bir bakıma özgün mutasyonlar öngörülemezler. Bir mutasyonun olma olasılığı yararlı olup olmamasına bağlı değildir.

7. Alellerin yeniden birleşimi gizilgüç (potansiyel) olarak astronomik sayıda gen bileşimlerine yol açabilir ve eşeyli üreyen canlılar her kuşakta sadece mutasyonunkinden çok daha fazla genetik çeşitlilik üretirler. Öte yandan, yeniden birleşim aynı zamanda yeğlenen gen birleşimlerini kırıp ayırır ve poligenik özelliklerin sergilediği çeşitlilik miktarını zorlarlar.
8. Karyotip mutasyonları (kromozom takımı), çok takımlılık (poliploiti), ve yapısal yenidendüzenlemeleri (örn. ters dönmeler, yer değiştirmeler, bölünme ve kaynaşmalar) içerir. Böyle yenidendüzenlenmelerin çoğu heterozigot durumda verimliliği düşürür.

Terimler ve Kavramlar

alel
anöploit
ayrı çok takımlılık (allopoliploiti)
ayrıanlamlı mutasyon
baskınlık
baz çifti yer değişimi
baz çiftleri (bç)
birikimsel kalıtım
bitişik yenilenme
bölünme (kromozomlarla ilgili)
çekinik
çerçeve-kayması mutasyonları
çok takımlılık (poliploiti)
çoketkillik (pleiotropy)
çokgenlilik
ekzon
eş anlamlı olmayam mutasyon
eşit olmayan çapraz keşişim
gen
gen ailesi
genetik belirteç
genetik şifre
geniçi yenidenbirleşim
geri mutasyon
haplotip
heterokaryotip
homeotic mutasyon
homokaryotip
intron
karşılıklı yerdeğiştirme
karyotip
kaynaşma (kromozomlala ilgili)
kontrol bölgeleri (artırıcılar ve baskılayıcılar)
mikrosatelit
mutasyon
mutasyon sonucu çeşitlilik
mutasyon sonucu çeşitlilik
nokta mutasyonu
otopoliploid
öploit
sözdegen
şifre sözcüğü (kodon)
ters dönme (inversion)
transversiyon
yabanıl-tip
yer değiştirim(transposition)
yerdeğiştirebilen öge
yinelenen dizi
yinelenen mutasyon

İleri Okuma Önerileri

W.-H. Li, *Molecular Evolution*. (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1977), mutasyonun moleküler düzeyde evrimsel yönünü irdeler. Mutasyon hızlarını gözden geçirir. J. W. Drake, B. Charlesworth, D. Charlesworth ve J. F. Crow, "Rates of sponaneous mutations" (1998, Genetics 148:1667-1686) ve M. Lynch vd., "Perspective: Spontaneous deleterious mutations (1999, Evolution 53:645-663).

Problemler ve Tartışma Konuları

1. İki olası çalışma düşününüz. (a) Birinde, 3000 yabanıl erkek *Drosophila melanogaster* yakalarsınız, her birini otozomal, çekinik, *vg* aleli bakımından ayrı alelli (heterozigot) laboratuvar dişileri ile çiftleştir (*vestigial*, homozigot olduğunda minyatür kanatlara neden olur), ve herbir erkeğin yavrudölünü inceleyin. Üç erkeğin her birinin yavrularının yarısının minyatür kanatlı ve *vgvg* genotipine sahip olduklarını bulursunuz. (b) Diğer çalışmada, 20 yeşilbaş ördeğinden alınan 20 kopya sitokrom b geni için 1000 baz çiftinin nükleotit dizisini saptayınız. 30 nükleotitlik alanların her birinde, bir ya da bir diğer gen kopyası bütün diğerlerinden farklı bir baz çifti içerdiğini buldunuz. Bu veriden, yabanıl tipten *vg* aleline (a durum) ya da bir baz çiftinden diğerine (b durumu) oluşan mutasyonun hızını kestirebilirmisiniz? Neden ya da neden değin? Bunu yapabilirsiniz ya da neden yapamazsınız?
2. *Drosophila*'nın, *vestigial* lokusunda yabanıl tip için aynı alelli (++) olduğuna inandığınız bir laboratuvar stoğundan 10,000 yavru elde ettiniz, bunların her birini aynı alelli *vg vg*

sineklerle çiftleştirin ve toplam 1 milyon yavruyu inceleyin. Bunların ikisi *vgvg* ise, eşey hücresi başına "+"'tan "*vg*" ye mutasyonun hızını kestiriniz. Hangi varsayımları yapmak zorundasınız?

3. Aşağıdaki DNA dizisi, *Drosophila simulans*'ın alkol dehidrogenaz (*Adh*) genini şifreleyen bölgesinin başlangıcını, şifre sözcüklerine ayarlanmış şeklini göstermektedir. (Bodmer ve Ashburner 1984):

   CCC ACG ACA GAA CAG TAT TTA AGG AGC TGC GAA GGT

   (*a*) karşılığı olan mRNA dizisini bulun ve amino asit dizisini bulmak için Şekil 8.2'yi kullanın. (*b*) Yine Şekil 8.2'yi kullanarak, her alan için kaç olası mutasyon (bireysel nükleotid değişimleri) bir amino asit değişimine neden olabilir, ve kaç tanesi olamaz. Dizinin tamamı için olası mutasyonlar hangi oranda benzeşik hangi oranda benzeşik değildir? (*c*) DNA dizisindeki 10 ve 11nükleotid arasına bir baz (G) sokmanın amino asit dizisine etkisi ne olacaktır? (*d*) 16. nükleotidin çıkarılmasının etkisi ne olacaktır? (*e*) İlk 15 (ya da daha çok) noktada, her bir olası geçiş (transition) ya da dönüşüm (transversion) mutasyonunu sınıflandırınız ve mutasyonun amino asit sırasını değişip değiştirmeyeceğini belirleyiniz. Geçiş ve dönüşümler arasında benzeşik mutasyonların oranı değişir mi?

4. Bir Antarktik balık cinsi, *Channichthys*, hemoglobin içermez. Bir akrabasında, *Trematomus*, hemoglobin olağan işlevlerini yapar. *Channichthys*'ta hemoglobin şifreleyen genin işlevi olmadığını ve yazılımlanmadığını varsayarak, nükleotid sırasının bu iki genus arasında nasıl değişmesini beklersiniz?

5. Ultraviyole ışını (UV) *Drosophila* gibi canlılarda mutasyonlara neden olabilir. Çünkü DNA'ya zarar verir, ve böylece fizyolojik işlevlere zarar verir, yaşayabilirlik düzeyini azaltır. Çok sayıda *Drosophila*'yı UV'ye tuttuğunuzu varsayın, onların ergin yavrularını yeni mutasyonlar için tarayın ve birkaç yavrunun iç organları UV'den koruyabilen siyah pigmentin miktarını arttıran mutasyonları taşıdığını keşfedin. Eşit sayıdaki UV'ye tutulmamış kontrol sineklerin yavru dölü ise siyah pigmentasyonu arttıran mutasyonları ya hiç ya da daha az gösterirler. Mutasyon sürecinin canlının ortama uyarlanması için gereksinimine cevap olduğu sonucuna varabilir misiniz?

6. Araştırmacılar *Drosophila melanogaster*'de ışığa yönelme (fototaktik) davranış ve kanat uzunluğu gibi birçok niteliği değiştirmek için yapay seçilim kullanmışlardır (bkz. Bölüm 9). Hiçbiri bambul arısı kadar büyük (ca. 30mm) *Drosophila* (yaklaşık 2mm uzunlukta) seçmemiştir (herhangi bir kimsenin denediğinden emin olmamakla birlikte). Bunun yapılabileceğini düşünür müsünüz? Bunu nasıl denerdiniz? Eğer girişimleriniz başarısız olursa, hangi hipotezler başarısızlığınızı açıklayabilir? Deneyinizde mutasyon nasıl rol oynayabilir?

9

Çeşitlilik

Önceki bölümde tanımlandığı gibi mutasyon ve yeniden birleşim (rekombinasyon) süreçleri, bir toplumun ya da türün bireyleri arasında birçok özellikte genetik değişikliklerin ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Bu genetik çeşitlilik (varyasyon) evrimin temelidir. Çünkü zamanla canlılarda ortaya çıkan büyük değişimler ve türler arasında gelişmiş olan farklılıkların hepsi tür içinde genetik çeşitlilik olarak ortaya çıkmıştır. Bu yüzden evrimsel süreci anlamak, genetik çeşitliliği ve bunun evrimsel süreç içinde ortaya çıkışını etkileyen yolları anlamamızı gerektirir. Ayrıca, genetik çeşitliliği anlamak demek, insan toplumunu yakından ilgilendiren birçok soruyu (örneğin zeka testlerinin öneminden tutun da, ırkın ne olduğunun tanımına kadar uzanan kavramları) anlamamızı sağlar. Tüm biyolojik bilimler arasında evrimsel biyoloji, biyolojik sistemlerde derin bir öneme sahip olan çeşitliliği çözümlemeye ve anlamaya çalışır.



Aynı türün bireyleri çoğunlukla birbirinden farklı görünür. Güney Kaliforniya'da bulunan *Linanthus parryae* adlı bir çöl bitkisinin, mavi veya beyaz çiçekli olmasında, bir genin iki farklı aleli rol oynamaktadır. Evrimsel biyologlar bu çeşitliliği, 70 yıldan daha uzun bir süre önce çalışmaya başladılar. (Resim: Larry Blakely)

Bu kitabın geri kalan tüm kısımlarında genetik çeşitlilik sürekli tartışılacağından, bununla ilgili bazı terimleri gözden geçirmek yararlı olacaktır.

- *Fenotip*, bir canlının herhangi bir özelliğini ya da aynı özellik açısından benzerlik gösteren bir grup canlıdaki ilgili özelliği ifade eder. Fenotipik çeşitlilik esas olarak bireyler arasındaki genetik farklılıklardan kaynaklandığı gibi değişik çevresel etkenlerin gelişim üzerine doğrudan etkisi sonucu da olabilir. Şekil 9.1'de sözü edilen iki fenotipik çeşitliliğe ait örnekler verilmiştir.
- *Genotip*, bir canlının ya da ilgili özellik açısından benzer olan bir grup canlının genetik yapısıdır.
- *Lokus*, kromozom üzerindeki bir yer, ya da daha genel ifadeyle bir genin kromozom üzerinde işgal ettiği yerdir.
- *Alel*, bir genin değişik formudur, değişik aleller, fenotipteki farklı etkileriyle birbirinden ayrılır.
- *Haplotip*, Homolog dizilerden farklılığı, DNA dizi analizi gibi bazı moleküler yöntemlerle ortaya çıkarılabilen, bir gen ya da DNA parçasına ait dizi.
- *Gen kopyası* terimi bir genin temsilcilerinin sayısı hesaplanırken kullanılacaktır. Bir diploid toplumdaki bireyler (örneğin insanlar) her bir otozomal genin iki kopyasını taşımaktadır, örneğin 100 bireyde, bu ilgili genin 200 kopyası bulunacaktır. *Gen kopyası* terimi, bu kopyalar arasındaki alel ve dizi farklılıkları dikkate alınmadan kullanılır. Bu amaçla bazen bu terim, *alel kopyaları* olarak ifade edilecektir. Böylece, A_1A_2 şeklinde olan bir heterozigot, *A* geninin iki kopyası olan: A_1 alelinden bir kopya ve A_2 alelinden de bir kopya taşıyor demektir.

Şekil 9.1 Genetik ve çevresel farklılıklardan dolayı ortaya çıkan fenotipik çeşitlilik. (A) Kar kazı *Chen caerulescens*'in beyaz ve "mavi" formları, bir genin iki farklı aleli tarafından ortaya çıkarılmaktadır. İki formdaki kazlar, aynı toplumda bulunur ve birbirleriyle çiftleşebilir. (B) Kar tavuğu *Lagopus lagopus*'taki farklı tüylenme renkleri, genotiplerdeki farklılıklardan dolayı değil, çevreye bir yanıt olarak ortaya çıkmaktadır. Mevsimsel olarak meydana gelen tüy değiştirmede tüy renklenmesi yazın koyu, kışın ise beyaz olmaktadır. (A © Jim Zip ve John Bova/Foto Araştırmacıları Ltd.; B © Painet Ltd.)

(A) Genetik çeşitlilik



(B) Çevresel çeşitlilik



Çeşitliliğin birçok formu bulunmaktadır. En basit durumlarda, herhangi bir lokustaki çeşitliliğin çoğu, iki alel tarafından ifade edilmektedir (örneğin Şekil 9.1 deki, *Linanthus parryae*'de çiçek rengi ya da kar kazındaki renk formları gibi). Bazen bir toplumda bir genin üç ya da daha fazla aleli olabilir. Örneğin Afrika kırlangıç-kuyruk kelebeği *Papilio dardanus*'un kuşlar tarafından yenebilir (tadı hoş) olan farklı renkteki formları, kuşlar tarafından yenmeyen (tadı hoş olmayan) bazı diğer kelebek türlerinin görünüş olarak taklididir (Şekil 9.2A). Burada, farklı renk ve desenlerdeki formlar, sanki bir lokusa ait çok sayıdaki alel tarafından ortaya çıkarılıyormuş gibi kalıtım gösterir. Diğer durumlarda, bir ya da daha fazla fenotipik özellikteki çeşitlilik, iki ya da daha fazla farklı lokusa ait alel çeşitliliğinden kaynaklanır, örneğin kara salyangozu *Cepaea nemoralis*'te kabuk üzerindeki bantların renklenmesi ve desenlenmesi (Şekil 9.2B). Çok sayıda lokus, birlikte, insandaki saç ve deri rengi çeşitliliğinde olduğu gibi, sürekli çeşitlilik gösteren özelliklere katkıda bulunur. (Şekil 9.2C).

Fenotipik Çeşitliliğin Kaynaklarını Ayırmak

Evrim, zamanla toplumlarda ortaya çıkan genetik değişimler anlamına geldiğinden evrimsel biyologlar en çok genetik kökenli olan çeşitlilikle ilgilenmektedir. Bununla birlikte bireylerde gözlenen fenotipik çeşitlilik, genetik farklılıklardan, çevresel farklılıklardan ya da her ikisinin birden etkisinden de ortaya çıkabilir. Eğer çeşitlilik genetik farklılıklardan dolayı ortaya çıkmıyorsa, çeşitliliğin çevresel olduğu söylenir. Örneğin öğrenmeyle ilgili davranışlarda, bireyler arasında görülen farklılıklar çevreseldir. Böyle farklılıkların özel bir sınıfı ise **anasal etki** olarak bilinir. Anasal etki, yavruların fenotipleri üzerinde anadan kalıtılan genlerden



Şekil 9.2 Çoklu alel serisi, bazı genetik çeşitliliğin nedenidir. (A) Afrika kırlangıç-kuyruk kelebeği *Papilio dardanus*'da öykünmeci (mimetik) çeşitlilik. Kuşlar için yenebilir (tadı hoş) olan erkeklerin hepsi benzerdir ve öykünmeci değildir (üstteki birey). Altta, diğer üç resimdeki dişi bireyler farklı renklerde evrimleşmiştir, bunların her biri kuşlar için yenmeyen (tadı hoş olmayan, toksik) üç farklı türe öykünmedir (mimetik). *P. dardanus*'da dişiye-sınırlı olarak ortaya çıkan bu çeşitliliğin kalıtımında sanki tek lokusa ait bir genin farklı alelleri etkiliymiş gibi görünse de, aslında birbiriyle bağlı olan farklı lokuslardaki genler bu çeşitlilikte rol oynamaktadır. (B) Avrupa kara salyangozu *Cepaea nemoralis*'in kabuk rengi çeşitliliğinden sadece bir lokus sorumluyken, kabuk üzerinde bulunan koyu bantların sayısı ve genişliğindeki çeşitlilikte ise farklı birkaç lokus rol oynamaktadır. Salyangozun toplumlarında bu çeşitliliğin korunmasını sağlayan etmenlerin ne olduğu birçok çalışmada yer almışsa da bunlar henüz tam olarak anlaşılamamıştır. (C) İnsanda (*Homo sapiens*) deri rengi, saç rengi ve çeşidi ile yüz görünüşü gibi "nicel özelliklerdeki" çeşitlilikte, farklı lokuslardaki birçok alel rol oynamaktadır. İnsanlarda, kelebeklerde ve salyangozlarda görülen bu çeşitlilik, organizmaların çiftleşme yeteneğini etkilemez. (A, Fred Nijhout'un izniyle; B, yazar tarafından; C, © Painet Ltd.)

daha çok, bazı anasal genetik olmayan etkenleri tanımlar. Örneğin yumurtadaki besin maddesinin yapısı ve miktarı, yavrulara gösterilen anasal bakımın kalitesi, döllenmiş yumurtalar ya da döletlerin (embriyo) sahip bireyin o zamandaki fizyolojik koşullarının durumu, genetik olmayan anasal etkiye örnek verilebilir. Anasal etkiden başka, bazı canlılarda "babasal (paternal) etkiler" denen genetik olmayan etkiler de tanımlanmıştır.

Bireyler arasındaki DOĞUŞTAN (birey doğduğunda var olan) farklılıklar genlerin etkisiyle, genetik olmayan anasal etkiyle ya da doğumdan önce ya da yumurtadan çıkmadan önce döleti etkileyen çevresel etkenler etkisiyle ortaya çıkabilmektedir. Örneğin alkol, sigara, uyuşturucu vb. birçok zararlı maddelerin hamile bayanlar tarafından kullanılması, doğacak bebekte birçok bozuklukların ortaya çıkmasında etkili olabilen bazı non-genetik risk faktörlerindendir.

Herhangi bir özellikteki çeşitliliğin genetik, çevresel ya da her ikisinin etkisiyle ortaya çıkıp çıkmadığını belirlemek için çeşitli yöntemler kullanılabilir:

1. Belirli fenotipteki bireyler çaprazlanarak elde edilen F_1, F_2 ve geri çaprazlama döllerindeki fenotip oranlarının Mendel oranlarına uygunluğu (Örneğin 3:1 ya da 1:2:1 gibi) özelliğin genetik olarak kontrol edilip edilmediğine kanıt sağlayabilir.
2. Anababadaki fenotipin yavruların fenoptip ortalaması ile korelasyon göstermesi ya da söz konusu fenotip için kardeşlerin, kardeş olmayanlardan daha fazla birbirine benzemesi bu fenotipteki çeşitlilikte genetik etmenlerin rol oynadığını gösterir. Bununla birlikte anasal etkileri de hesaba katmalıyız ve akraba olmayan bireylere göre kardeşlerin (ya da genel olarak akraba bireylerin) benzer çevresel koşulları paylaşmadıklarından da emin olmalıyız. Örneğin insan genetikçileri, kardeşler arasındaki davranışsal ya da diğer benzerliklerin, paylaşılan genlere mi yoksa paylaşılan çevreye mi bağlı olduğunu anlamak için büyük ölçüde evlat edinilmiş çocuklarla yapılan çalışmalara bel bağlarlar.

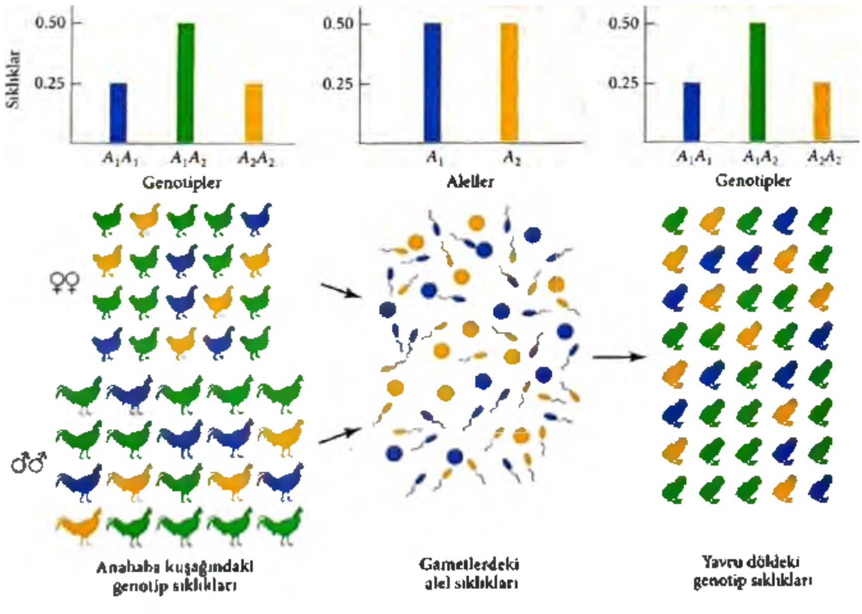
3. Fenotipik olarak farklı olan anababaların yavruları çoğu zaman ortak bahçe denilen aynı çevresel koşullara sahip bir ortamda yetiştirilebilir. Bu koşullarda, farklı anababalardan gelen yavrularda hala devam eden farklılıkların genetik olduğu kabul edilir. Söz konusu özelliğin kalıtımının genetik ya da anasal etkiye mi bağlı olduğunun anlaşılabilmesi için, ortak bahçede yetiştirmenin en az iki kuşak boyunca uygulanması önerilmektedir.

Toplumlardaki Genetik Çeşitliliğin Temel İlkeleri

Şimdi genetik çeşitlilik ve onu etkileyen faktörlere (yani türlerde evrime neden olan faktörler) değinelim. *Burada verilen tanımlar, kavramlar ve kurallar evrim kuramını anlamak için kesinlikle önem taşımaktadır.* Bu fikirlerin kısa bir sözel tanımıyla başlayalım ve arkasından çok önemli formal bir modelin açıklaması ile devam edelim.

Bir toplum, herhangi bir gen lokusunda zaman içinde mutasyonla meydana gelmiş, iki ya da daha fazla alel içerebilir. Bazen bir alel çok yaygındır (bu alel yabanıl tip olarak bilinir) ve diğerleri ise çok nadirdir; bazen ise iki ya da daha fazla sayıda alel de yaygın olabilir. Bir genin yaygın ya da nadir bulunuşu, bu genin toplumdaki diğer tüm genler toplamı içindeki yüzdesini ifade eder ve bu yüzde **alel sıklığı (alel sıklıkı)** olarak (bazen çok doğru olmayan bir biçimde gen sıklığı (gen sıklıkı) olarak anılır. Eşeysel çoğalan toplumlarda yumurta ve spermlerle taşınan her bir alel, genotipte homozigot (aynı alelden iki kopya bulunması) ya da heterozigot (iki farklı alelden birer kopya bulunması) olarak bir araya gelebilir. **Genotip sıklığı** toplumda belirli bir genotipin oranıdır (Şekil 9.3). Farklı genotiplerin oranları, birazdan göreceğimiz gibi yalın fakat önemli şekilde alel sıklıklarıyla ilişkilidir. Eğer genotipler fenotipik bir özellik bakımından farklıysa, bu özellikteki çeşitliliğin miktarı, sadece genotiplerin bir birinden ne kadar farklı olduğuna değil, aynı zamanda genotiplerin göreli bolluğuna (sıklığına), ki bu da alellerin sıklığına bağlıdır.

Bir kuşakta genotip sıklıklarındaki bir değişiklik, toplumdaki gametlerin taşıdığı alel sıklıklarını değiştirecek, böylece gelecek kuşakta yeniden genotip sıklıkları değiştirilmiş olacaktır. *Bu şekilde kuşaktan kuşağa olan değişiklikler, evrimsel sürecin temelini oluşturur.* Fakat genotip ve alel sıklıkları kendi kendilerine değişmez, onları değiştiren bir şeyler vardır. *İşte alel sıklıklarında değişikliğe neden olan bu etkenler evrimin nedenleridir.*



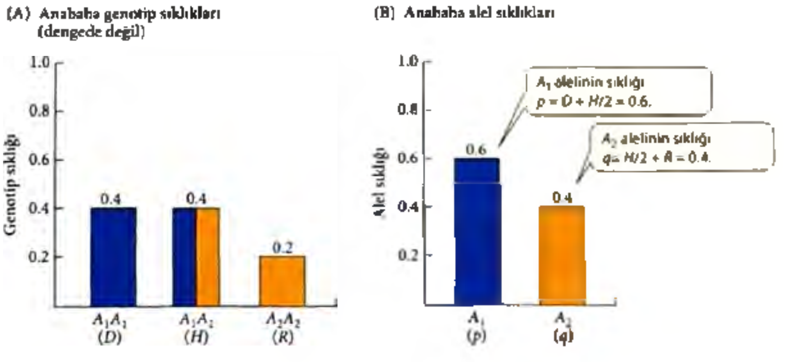
Şekil 9.3 İki alele (A_1, A_2) sahip bir lokus, bu diyagram, bir kuşakta dişi ve erkeklerdeki üç genotipin sıklıklarını, onların yumurta ve spermlerindeki alel sıklıkları ile yavrulardaki genotip sıklıklarını göstermektedir.

Alel ve genotip sıklıkları: Hardy-Weinberg yasası

1000 bireyden oluşan diploid bir toplum düşünelim, bu toplumda belirli bir gen lokusu için A_1 ve A_2 olarak gösterilen iki alel bulunsun. Bu lokus için A_1A_1, A_2A_2 (her ikisi de homozigot) ve A_1A_2 (heterozigot) şeklinde üç farklı genotip olacaktır.

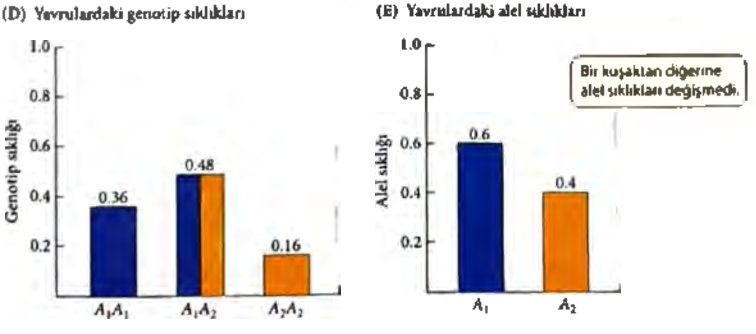
Bu toplumdaki bireylerin 400'ü A_1A_1, 400'ü A_1A_2 ve 200'ü A_2A_2 genotipinde olsun. Bu üç genotipin (A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2) sıklıklarını sırasıyla D, H ve R harfleriyle, A_1 ve A_2 allellerinin sıklıklarını da p ve q harfleriyle gösterelim. Böylece genotip sıklıkları $D = 0.4$, $H = 0.4$ ve $R = 0.2$ olacak, alel sıklıkları da $p = 0.6$ ve $q = 0.4$ olacaktır (Şekil 9.4 A,B). A_1 alelinin sıklığı, tüm A_1A_1 homozigotlarının ve heterozigotların yarısının taşıdıkları alellerin toplamına eşit olacaktır. Böylece, $p = D + H/2 = 0.6$ çıkacaktır. Aynı şekilde A_2 alelinin sıklığı da, $q = R + H/2 = 0.4$ olarak hesaplanacaktır.

Şimdi her bir genotipin dişi ve erkeklerde eşit olarak temsil edildiğini düşünelim, yani bireyler tamamen rastgele çiftleşsin. (Bu, erkek ve dişileri farklı genotiplerden seçip rastgele olmayan bir şekilde çaprazlayarak bilinen Mendel oranlarını elde ettiğimiz temel genetik uygulamalarında karşılaştığımız çaprazlardan tamamen farklıdır.) Rastgele çiftleşme kavramsal olarak sucul hayvanların gametlerini suya bırakması örneğindeki gibi, yumurta ve spermlerin rastgele karışması durumudur. Yumurtalar p ve q ile gösterilen yüzdelerde A_1 ve A_2 alellerini taşıyacaktır, spermler için de aynı durum geçerli olacaktır. Mümkün olan bütün alel kombinas-



(C)

Yavrular	belli bir çiftleşmenin üretileceği genotiplerin olasılığı		
A_1A_1	$\Pr[A_1 \text{ yumurta}] \times \Pr[A_1 \text{ sperm}] = p \times p = p^2$	0.6^2	$= 0.36$
A_1A_2	$\Pr[A_1 \text{ yumurta}] \times \Pr[A_2 \text{ sperm}] = p \times q = pq$	$0.6 \times 0.4 = 0.24$	$= 0.48$
	$\Pr[A_2 \text{ yumurta}] \times \Pr[A_1 \text{ sperm}] = q \times p = pq$	$0.4 \times 0.6 = 0.24$	
A_2A_2	$\Pr[A_2 \text{ yumurta}] \times \Pr[A_2 \text{ sperm}] = q \times q = q^2$	0.4^2	$= 0.16$



Şekil 9.4 Rastgele çiftleşme sonucunda bir kuşak sonra, Hardy-Weinberg genotip sıklıklarına ulaşılması ile ilgili hipotetik bir örnek. (A) Anababa kuşağındaki genotip sıklıkları. (B) Anababa kuşağındaki alel sıklıkları. (C) Yavrulardaki genotip sıklıklarının hesaplanması. (D) Hardy-Weinberg yasasına göre yavrulardaki genotip sıklıkları. (E) Yavrulardaki alel sıklıkları.

yonlarının olasılıkları (Pr) Şekil 9.4.C'de, yavruların genotip ve alel sıklıkları ise Şekil 9.4D ve E'de gösterilmiştir.

Yeni kuşakta alel sıklıklarının $p = D + H/2 = 0.6$ ve $q = R + H/2 = 0.4$ olarak hala aynı olduğu görülmektedir. *Alel sıklıkları bir kuşaktan diğerine değişmemiştir,* ancak alel yüzdelerinin üç farklı genotip arasındaki dağılımları değişmiştir. Bu yüzdeler burada p^2, $2pq$, ve q^2 olarak ifade edilir ve genotip sıklıklarının HARDY-WEINBERG DAĞILIMINI oluşturur.

Rastgele çiftleşme sonucu bu şekildeki genotip sıklıkları oluşumu yasasına, bu hesaplamayı 1908 yılında birbirinden habersiz olarak geliştiren G. H. Hardy ve W. Weinberg adlı iki araştırmacının adları verilmiştir. Hardy-Weinberg yasasına göre, iki alel ile ilgili başlangıç genotip sıklıkları ne olursa olsun, *rastgele çiftleşmenin görüldüğü bir kuşak sonunda genotip sıklıkları $p^2 : 2pq : q^2$ şeklinde olacaktır.* Bundan başka, onları değiştiren etmenler söz konusu olmadığı sürece, bu genotip sıklıkları ve alel sıklıkları *gelecek kuşaklarda değişmeden sabit kalacaktır.* Hardy-Weinberg yasasına bağlı olarak, bir lokustaki genotip sıklıkları kestirilebiliyorsa bu lokusun **Hardy-Weinberg (H-W) dengesinde** olduğu söylenir. 9A çizelgesinde olası çiftleşmeler, ve bu çiftleşmelerden oluşabilecek döllerdeki genotip oranları verilerek bu sonuçların nasıl elde edildiği gösterilmektedir.

Bir örnek: İnsanda *MN* lokusu

İnsan kırmızı kan hücreleri üzerinde bulunan birçok protein çeşitlerinden birisi de *MN* lokusundan dolayı ortaya çıkan *MN* kan grupları çeşitliliğidir. Bu çeşitlilikte, iki farklı alel (*M*, *N*), üç farklı kan grubu genotipinin (*MM*, *MN*, *NN*) ortaya çıkmasına yol açmaktadır. Desulo adlı bir Sicilya köyündeki (R. Ceppellini, Allison 1955) 320 insana ait kan grupları ile ilgili genotip sayıları aşağıda verilmiştir.

MM	*MN*	*NN*
187	114	19

Bu verilerden toplam sayıya (320) göre, yüzde olarak genotip sıklıklarını hesaplayabiliriz.

$$MM \text{ sıklığı} = D = 187/320 = 0.584$$
$$MN \text{ sıklığı} = H = 114/320 = 0.356$$
$$NN \text{ sıklığı} = R = 19/320 = 0.059$$

Görüldüğü gibi sıklıklar toplamı, yani yüzdeler toplamı 1'e eşittir.

Şimdi buradan, alel sıklıklarını hesaplayabiliriz. Her bir kişi iki gen kopyası taşıdığından dolayı, örneklemdeki toplam sayı $320 \times 2 = 640$ gen kopyasını temsil edecektir. Çünkü *MM* homozigotlarının her biri *M* alelinden iki adet ve *MN* heterozigotları da bir adet taşımaktadır, böylece örneklemdeki *M* alelinin sayısı $(187 \times 2) + (114 \times 1) = 488$ ve *N* alelinin sayısı da $(114 \times 1) + (19 \times 2) = 152$ olacaktır. Böylece aşağıdaki sıklıklar elde edilecektir.

$$M \text{ sıklığı} = p = 488/640 = 0.763$$
$$N \text{ sıklığı} = q = 152/640 = 0.237$$

Genotip sıklıklarında olduğu gibi p ve q toplamı da 1'e eşit olmalıdır.

Burada genotip ve alel sıklığı hesaplamalarında tüm nüfus değil, toplum örneklemesi esas alınmıştır. Örneklem büyüklüğü arttıkça bu hesaplamalar için daha güvenli ve gerçek değerler elde edilebilecektir. (Burada örneklemenin rastgele olduğu farz edilmektedir, örneğin belirli bir tipi elde etme olasılığının bunun toplumdaki gerçek sıklığına eşit olduğu kabul edilir.)

Bizim kuramsal örneğimizde (bkz. Şekil 9.4'e) belirli bir alel seti sıklığı için toplumun H-W genotip sıklıklarına sahip olabileceği ya da olamayacağı gösterildi.

KUTU 9A Hardy-Weinberg Dağılımının Elde Edilmesi

Şimdi A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 genotip sıklıklarının sırasıyla D, H, ve R ile, A_1 ve A_2 alel sıklıklarını da p ve q olarak gösterelim. Alel sıklıklarında olduğu gibi genotip sıklıkları toplamı 1 olacaktır. Herhangi bir genotipteki dişinin herhangi bir genotipteki erkekle ile çiftleşmesi olasılığı bunların genotip sıklıklarının çarpımına eşit olacaktır. İki farklı genotip arasındaki karşılıklı çaprazlamalar için olasılıkların toplamı alınır. Böylece çiftleşme sıklıkları ve oluşacak yavruların genotipleri aşağıdaki gibi olacaktır:

Çiftleşme	*Çiftleşme olasılıkları	Yavru genotipi		
		A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
$A_1A_1 \times A_1A_1$	D^2	D^2		
$A_1A_1 \times A_1A_2$	$2DH$	DH	DH	
$A_1A_1 \times A_2A_2$	$2DR$		$2DR$	
$A_1A_2 \times A_1A_2$	H^2	$H^2/4$	$H^2/2$	$H^2/4$
$A_1A_2 \times A_2A_2$	$2HR$		HR	HR
$A_2A_2 \times A_2A_2$	R^2			R^2

*Dolayısıyla 9 farklı çiftleşme olasılığı vardır: 3 dişi genotipi × 3 erkek genotipi. İki genotip arasındaki karşılıklı çaprazların sayısı da 2 olacaktır.

Yeniden, $p = D + H/2$ ve $q = H/2 + R$ denklemini hatırlarsak yavrular arasındaki her bir genotip frekansı aşağıdaki gibi olacaktır:

$A_1A_1: D^2 + DH + H^2/4 = (D + H/2)^2 = p^2$

$A_1A_2: DH + 2DR + H^2/2 + HR = 2[(D + H/2)(H/2 + R)] = 2pq$

$A_2A_2: H^2/4 + HR + R^2 = (H/2 + R)^2 = q^2$

Genotiplerin rastgele çiftleştiği, gametlerin yani genlerin zigotta rastgele bir araya geldiği varsayılarak bu sonuçlar bulunabilir. Çünkü bir yumurtanın A_1 allelini taşıma olasılığı p'dir bu sperm için de geçerli olacağından, bir A_1A_1 yavru olasılığı p^2 olacaktır. İlgili olasılıklar Punnet karesi ile aşağıdaki gibi bulunacaktır:

		Sperm	
		A_1 (p)	A_2 (q)
Yumurta	A_1 (p)	A_1A_1 (p^2)	A_1A_2 (pq)
	A_2 (q)	A_1A_2 (pq)	A_2A_2 (q^2)

Hardy-Weinberg yasası daha karmaşık kalıtım modellerine, örneğin çoklu allel serilerine de uygulanabilir. Örneğin, k kadar allel varsa (A_1, A_2,...A_k), herhangi bir allel (A_i) için H-W homozigot frekansı, p_i^2 ve herhangi iki allel (A_i ve A_j) için heterozigotlarınki ise $2p_ip_j$ olacaktır. Burada p_i ve p_j sözkonusu allellerin frekanslarını göstermektedir. Tüm ayrı alelli bireylerin bileşik sıklıkları (H), bazen tüm aynı alelli genotiplerin toplam sıklıkları dikkate alınarak $H = 1 - \sum p_i^2$ şeklinde gösterilmektedir.

Örneğin, p_1, p_2 ve p_3 sıklılarındaki A_1, A_2 ve A_3 olarak bilinen üç alel için mümkün aynı alelli bireylerin (A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3) H-W sıklıkları p_1^2, p_2^2, ve p_3^2; ayrı alellilerin (A_1A_2, A_1A_3, A_2A_3) H-W sıklıkları da $2p_1p_2$, $2p_1p_3$, ve $2p_2p_3$, olacaktır. Ayrı alellilerin toplam sıklığı ise

$$H = 1 - (p_1^2, + p_2^2 + p_3^2)$$

olarak gösterilecektir.

(Yavru döldeki sıklıklar; 0.36, 0.48 ve 0.16 H-W dengesinde idi, fakat anababa kuşağındaki sıklıklar; 0.40, 0.40 ve 0.20 H-W dengesinde değildi.) Gerçek örneğimiz ise H-W sıklık dağılımına yakın bir uygunluk göstermektedir. M ve N alel sıklıkları $p = 0.763$ ve $q = 0.237$ idi. H-W yasasına göre, eğer *beklenen genotip sıklıklarını* hesaplarsak ve bu değerleri örneklem büyüklüğü (320) ile çarparsak her bir genotipteki bireylerin *beklenen* sayılarını buluruz. Bu sayıların da gerçekte *gözlenen* değerlere çok yakın olduğu aşağıda görülmektedir:

	Genotip		
	MM	***MN***	***NN***
	p^2	$2pq$	q^2
Beklenen H-W sıklığı	0.582	0.362	0.056
Beklenen sayı (H-W sıklığı × örneklem büyüklüğü)	186	116	18
Gözlenen sayı	187	114	19

Hardy-Weinberg kuralının önemi: Evrimsel etmenler

Hardy-Weinberg kuralı hemen tüm eşeyli üreme gösteren canlılarda kuramsal toplum genetiğinin, yani evrimin genetik kuramının temelini oluşturmaktadır. Bunun önemi abartısızdır. Doğal seçilim kuramı ve evrimle ilgili diğer etkenler konusunda bu önem daha iyi irdelenecektir. H-W yasasında iki önemli nokta önem taşımaktadır: Birincisi, tek bir kuşak rastgele çiftleşme sonunda, genotip sıklıkları H-W değerlerine ulaşır. Eğer geçmişte herhangi bir etken genotip sıklıklarını H-W değerlerinden saptırmışsa, tek bir kuşak rastgele çiftleşme geçmişteki bu sapmanın izlerini ortadan kaldırır. İkincisi, H-W yasasına göre sadece genotip sıklıkları değil aynı zamanda alel sıklıkları da değişmeyerek kuşaktan kuşağa sabit kalır. Örneğin ortaya çıkan yeni bir mutasyon, sonsuza kadar başlangıçtaki düşük alel sıklığında kalır.

Diğer matematiksel modellerde olduğu gibi, Hardy-Weinberg kuralının gerçekleşmesi de bazı varsayımları gerektirir. Çünkü gerçekte doğal toplumlarda alel ve genotip sıklıkları çoğu kez değişmeden kalamaz (çünkü evrim olayı süreklidir), dolayısıyla Hardy-Weinberg modeli her zaman gerçekleşmeyebilir. Bundan dolayı *genetik evrimin çalışılması, sözü edilen varsayımların biri ya da daha fazlası gerçekleşmediğinde neler olacağını gösteren açıklamaları kapsar.*

Hardy-Weinberg varsayımlarının en önemlileri aşağıda verilmektedir:

1. *Rastgele çiftleşme varsayımı.* Eğer bir toplum **panmiktik** (bireylerin rastgele çiftleştiği toplum) değilse, yani toplumun bireyleri rastgele çiftleşmiyorsa, genotip sıklıkları p^2:$2pq$:q^2 oranlarından sapma gösterebilir.
2. *Sınırsız büyüklükte bir toplum varsayımı* (ya da sınırsız denecek kadar büyük). Hesaplamalar olasılıklar üzerinden yapılır. Eğer olay sayısı sınırlı ise, salt şansa bağlı olarak gözlenem sonucun, kuramsal olarak kestirilen sonuçtan farklı olması olasıdır. Eğer sonsuz sayıda hilesiz metal parayı rastgele atarsak, kuramsal olarak bunların yarısı tura gelir, fakat 100 adet metal parayı attığımızda, şansa bağlı olarak tam 50 tanesi tura gelmez. Benzer şekilde, belirli sayıdaki yavrunun hem genotip hem de alel sıklıkları *tamamen şansa bağlı olarak* bir önceki kuşaktan farklılık gösterebilir. Böyle rastgele olarak meydana gelen farklılıklara **rastlantısal genetik** sürüklenme adı verilmektedir.
3. *Toplum dışından genlerin girmemesi varsayımı.* Diğer toplumlardan gelen göçmenler A_1 ve A_2 alellerini farklı sıklıklarda taşıyabilirler; bunlar sözkonusu toplumun birereyleriyle çiftleşirse, bu durum toplumda alel sıklıkları ve dolayısıyla genotip sıklıklarını değiştirir. Böyle farklı toplumların bireyleri arasındaki çiftleşmeler **gen akışı (gen alışverişi)** ya da göç olarak adlandırılmaktadır. Burada anlatılan varsayımı yeniden ifade edersek: Gen alışverişi yoktur.
4. *Genlerin mutasyonla bir alel durumundan diğerine dönüşmemesi varsayımı.* Daha önce gördüğümüz gibi (Bölüm 8), genelde oldukça yavaş olmasına rağmen mutasyon alel sıklıklarını değiştirebilmektedir. Hardy-Weinberg yasası, mutasyonun olmadığını varsayar.
5. *Yaşama ve üreme başarısı için tüm bireylerin eşit olasılıklara sahip olması varsayımı.* Eğer bu olasılıklar genotiplerde farklılık gösteriyorsa (örneğin genotipler arasında yaşama ve üreme başarısı oranları belirgin olarak farklıysa) bu durumda alel sıklıkları (ya da genotip sıklıkları) bir kuşaktan diğer gelecek kuşağa değişebilir. Bu nedenle Hardy-Weinberg yasası gen lokusunu etkileyen *doğal* seçilimin olmadığını varsayar.

Özet olarak, rastgele olmayan çiftleşme, şans olayı, gen akışı, mutasyon ve doğal seçilim, alel ve genotip sıklıklarını değiştirebilen ve bir toplumda evrime neden olan en önemli evrimsel etkenlerdr.

Bunlardan başka Hardy-Weinberg yasasının bazı tamamlayıcı varsayımları, bazı bağlamlarda önem taşıyabilir. İlk olarak, tanımlandığı gibi bu yasa otozomal lokuslar için geçerlidir; fakat aynı zamanda cinsiyete-bağlı lokus (bir cinsiyette iki kopya, diğer cinsiyette tek kopya olması durumu) modeline uyacak biçimde değiştirilebilmektedir. İkinci olarak bu yasa, alellerin heterozigot gametlere, 1:1 oranında ayrılımını varsayar. Bu orandan sapmalar da bilinmektedir ve bunlar AYRILIM SAPMASI ya da İNDİRGEMELİ BÖLÜNME (mayotik) SAPMA olarak adlandırılmaktadır.

Eğer yukarıda maddeler halinde verilen varsayımlar belirli bir lokusa uygulanabiliyorsa, bu lokus Hardy-Weinberg genotip sıklıklarını sergileyecektir. Fakat ilgili lokusun Hardy-Weinberg sıklık dağılımına uymasından, varsayımların tam

gerçekleştiği sonucunu çıkaramayız. Örneğin mutasyon ya da seçilim olmasına karşın bunlar öyle düşük oranlarda vardır ki, genotip sıklıklarındaki beklenen değerlerdeki sapmayı fark edemeyiz. Yine bazı seçilim biçimlerinde, genotip sıklıklarını hesaplarsak, yaşam çevriminin belirli evrelerinde Hardy-Weinberg dengesinden sapma gözlerken diğer evrelerde gözleyemeyebiliriz.

Alel, genotip ve fenotip sıklıkları

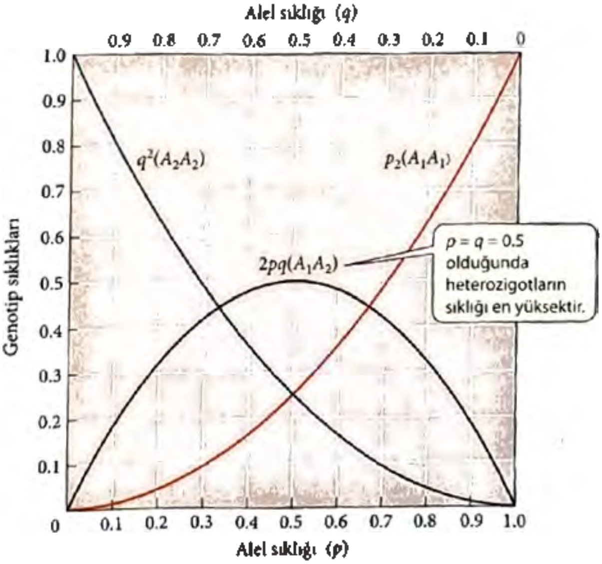
Hardy-Weinberg dengesi söz konusu olduğunda, alel sıklıkları eşit durumdayken heterozigotların sıklığı en yüksektir (Şekil 9.5). Bir alel çok nadir bulunduğunda onun taşıyıcılarının neredeyse hepsi heterozigottur. Heterozigotlarda çekinik bir aleli (A_2), maskeleyen baskın bir alelin (A_1) olduğu durumlarda, baskın fenotip (A_1A_1 ve A_1A_2 genotipleri) toplumun $p^2 + 2pq$ bölümünü oluşturur. Çünkü nadir çekinik bir alelin tüm kopyaları heterozigotlar tarafından taşınır ve bundan dolayı kolayca fark edilemez. Örneğin çekinik bir alelin sıklığı $q = 0.01$ ise, toplumda bu alel sadece $(0.01)^2 = 0.0001$ olarak fenotipte görülür. Böylece, toplumlar *gizli genetik çeşitliliğe* sahip olabilir. *Fakat yine de baskın alel çekinik alelden çok daha az yaygın olabilir.* "baskınlık" bir alelin sayısal üstünlüğünü değil, alelin heterozigot durumda fenotipik etkisini tanımlar. Örneğin. İngiltere'de yaşayan gece kelebeği *Cleora repandata*'da siyah renklenmenin kalıtımından, baskın bir alel ve normal gri renklinin kalıtımından ise çekinik bir alel sorumludur. Bu türün yaşadığı bir ormandaki siyah renklilerin oranı %10 olarak saptanmıştır (Ford 1971).

Yakın çiftleşmesi (inbreeding)

Hardy-Weinberg yasası toplumun panmiktik olduğunu varsaymaktadır. Fakat çiftleşme rastgele değilse ne olacaktır? **Yakın çiftleşmesi**, rastgele olmayan çiftleşmenin bir formudur ve akraba olan bireyler arasında çiftleşme olduğunda ortaya çıkar, ya da daha genel olarak, birleşen gametlerdeki gen kopyalarının aynı ata soydan gelenlerde, rastgele birleşenlerden daha yakın benzerlik göstermesi durumudur. Eğer gen kopyaları aynı ata soydan geliyorsa bunlara **türeme yoluyla özdeş (identical by descent)** denir, çünkü bunlar aynı ata-soydan türediğinden toplumdaki diğer genlere göre birbirleriyle daha yakın genetik benzerlikler göstermektedirler.

Çizelge 9B, yakın çiftleşmesi sürecini göstermektedir, buna göre yakın çiftleşmesi sonucu her bir homozigot genotipin sıklığı artmaktadır ve heterozigotların sıklığı ise aynı oranda düşmektedir. Heterozigotların sıklığı $H = H_0(1 - F)$ olarak gösterilmektedir, eğer lokus H-W dengesinde ise H_0 beklenen heterozigot sıklığıdır, F **kendileşme katsayısıdır (inbreeding coefficient)**.

Çok yakın akraba olan bireylerin birbiriyle çiftleştiğini ya da yakın çiftleşmesi olayını düşünürsek, genotip sıklıklarının nasıl değiştiğini kolayca izleyebiliriz (İnsanlar için düşündüğümüzde çok anlamlı görünmese de, bitkilerde bunun sadece mantıklı değil, oldukça yaygın bir durum olduğunu da görürüz). A_1A_1 homozigot genotipi sadece A_1 yumurtalarını ve A_1 spermlerini, böylece A_1A_1 yavrularını üretebilir; Aynı şekilde, A_2A_2 bireyleri sadece A_2A_2 yavrularını verir. Heterozigotlar eşit oranlarda A_1 ve A_2 yumurtalarını ya da spermlerini verir. Bu sperm ve yumurtalar rastgele birleştiğinde yavruların olası genotip oranları $1/4\ A_1A_1$, $1/2\ A_1A_2$ ve $1/4\ A_2A_2$ olmaktadır (Homozigotlar tarafından taşınan iki alel kopyaları türemeyle özdeştir). Böylece heterozigotların sıklığı her nesilde yarılanmakta ve sonunda sıfıra ulaşmaktadır. Aksine, yakın çiftleşmesi devam ettikçe F artacaktır; gerçekte F değeri, heterozigotların eksikliğinin H-W dengesindeki değere oranı üzerinden hesaplanabilir. (Çizelge B'ye bkz.). Eğer YAKIN çiftleşmesi bir toplumda süreklilik oluşturan bir



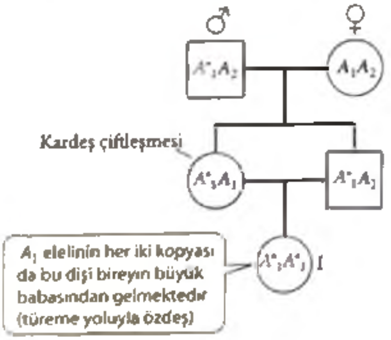
Şekil 9.5 Bir lokusta iki alelin olduğu durumda Hardy-Weinberg genotip sıklıkları. Alel sıklıkları 1/3 ile 2/3 arasında ise, aynı alelli bireyler (heterozigotlar) toplumdaki en yaygın genotiptir (Hartl ve Clark 1989'dan uyarlanmıştır).

KUTU 9B Kendileşme Etkisiyle Genotip Sıklılarının Değişimi

Bir lokusun bütün gen kopyalarını işaretleyebildiğimizi ve her gen kopyasını sonraki kuşaklar boyunca izleyebildiğimizi varsayalım. Böylece ortak atadan gelen, türeme yoluyla özdeş (identical by descent) alelleri izlemiş olacağız. Bazı gen kopyaları A_1 diğerleri ise A_2 alelleridir. A_1 kopyalarından birini A_1^* şeklinde işaretlersek, bir kuşak sonra, oluşan kız ve erkek kardeşlerin her ikisi de bir ana ya da babadaki A_1^* alelini taşıyabilecektir (bu olasılık, $0.5^2 = 0.25$'tir). Her ikisi de A_1^* aleli için ayrı alelli olan bu dişi ve erkek yavruların da çiftleşmesi sonucu oluşan yeni nesildeki yavruların dörtte biri $A_1^*A_1^*$ olacaktır. Bu bireylerin taşıdığı gen kopyaları, aynı alelin (A_1) kopyaları olmak dışında, türemeyle özdeştir (A_1^*) (Şekil 1). Buradaki aynı alelli $A_1^*A_1^*$ bireylerine aynı zamanda OTOZİGOT adı verilmektedir. Diğer taraftan iki adet türeme yoluyla özdeş aleli taşımayan homozigot veya heterozigot olan bireylere ise ALOZİGOT, adı verilir.

Kendileşme katsayısı olarak ifade edilen F, bir toplumdan rastgele seçilen bir bireyin otozigot olması olasılığıdır. Hiç kendileşmemiş bir toplumda $F = 0$'dır, fakat tam olarak kendileşmiş bir toplumda $F = 1$'dir ve bütün bireyler otozigottur.

Belli bir derecede kendileşmiş olan bir toplumda F, toplumun otozigot bölümünü verir, $1 - F$ de toplumun alozigot bölümüne eşittir. Frekansları p ve q olan A_1 ve A_2 allellerini içeren bir toplumda bir bireyin A_1A_1 allozigot olması olasılığı $(1 - F) \times p^2$'dir. Aynı şekilde, alozigot olan heterozigotların oranı $(1 - F) \times 2pq$ ve A_2A_2 alozigotlarınki ise $(1 - F) \times q^2$'dir.



Şekil 1 Yavrular arasındaki çiftleşmeden dolayı meydana gelen kendileşmeyi gösteren soy ağacı şeması. Kareler erkekleri, daireler dişileri göstermektedir. A_1 alelinin kopyaları A_1^* (kırmızı tip) üç kuşak boyunca izlenmektedir. I bireyi iki kopya A_1^* içermektedir, diğer bir deyişle türeme yoluyla özdeş alelleri taşımaktadır (otozigot). I'ın anası A_1 için aynı allellidir. Fakat iki alel kopyası türemeyle özdeş değildir (alozigot).

Şimdi yeniden toplumdaki otozigotların F oranına bakalım, bu otozigotların hiçbiri heterozigot değildir, çünkü bir heterozigotun alelleri türeme yoluyla özdeş olamaz. Eğer bir birey otozigot ise, bunun bir A_1 otozigotu olması olasılığıyla ilgili A_1'in frekansı p dir. Böylece bir toplumdaki A_1A_1 otozigotlarının miktarı $F \times p$ olacaktır. Aynı şekilde A_2A_2 otozigotlarının miktarı da $F \times q$ olacaktır.

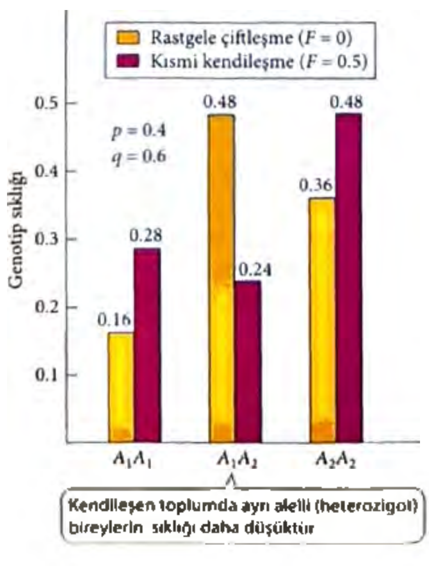
Böylece bir toplumun allozigot ve otozigot miktarlarını dikkate aldığımızda genotip frekansları aşağıdaki gibi olacaktır (Şekil 2).

	Allozigot		Otozigot		Genotip frekansı
A_1A_1	$p^2(1 - F)$	+	pF	=	$p^2 + Fpq = D$
A_1A_2	$2pq(1 - F)$			=	$2pq\,(1 - F) = H$
A_2A_2	$q^2(1 - F)$	+	qF	=	$q^2 + Fpq = R$

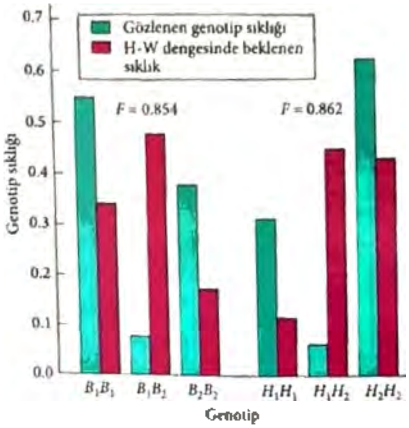
Sonuç olarak, Hardy-Weinberg dengesindeki bir topluma nazaran, kendileşme görülen bir toplumdaki aynı alellilerin sıklığı yüksek ve ayrı alellilerin sıklığı düşük olacaktır. Dikkat edersek, kendileşme görülen bir toplumda ayrı alelli bireylerin sıklığı H, rastgele çiftleşme olan bir toplumda beklenen ayrı alellerin sıklığı $(2pq)$ ile $(1 - F)$ çarpımına eşittir. $2pq$ burada H_0 olarak ifade edildiğinde aşağıdaki denklemi elde ederiz.

$$H = H_0(1 - F) \text{ veya } F = (H_0 - H)/H_0$$

Böylece kendileşme katsayısını, gözlenen iki sayısal veriden bulabiriz: ayrı alellilerin gözlenen sıklığı H ve alel sıklıkları, p ve q üzerinden $2pq$ olarak hesaplanan beklenen ayrı alelli sıklığı, H_0. Sonuç olarak uygulamada, kendileşme katsayısı F, aynı alel frekanslarını taşıyan panmiktik bir topluma göre ayrı alellilikte düşüşün bir ölçüsüdür.



Şekil 2 Şekil 2 Alel sıklıkları $p = 0.4$ ve $q = 0.6$ olan bir lokusa ait, rastgele çiftleşme ($F = 0$) ve kısmi kendileşme ($F = 0.5$) durumunda genotip sıklıkları.



Şekil 9.6 Kendini-dölleyen (self-fertilizing) bir yabani yulaf *Avena fatua* toplumunda iki lokusta gözlenen genotip sıklıklarının, Hardy-Weinberg dengesine göre beklenen sıklıklarla karşılaştırılması. Dikkat edildiğinde, her iki lokusta da heterozigotların eksikliği göze çarpmakta ve *F* değerleri her iki lokus için de nerdeyse aynıdır (Jain ve Marshall 1967'den).

durum ise, *F*, çiftlerin ortalama yakınlık derecesine bağlı olarak kuşaklar boyunca artar.

Yakın çiftleşmesinin en aşırı bir durumu olan **kendini-dölleme (self-fertilization, selfing)** birçok bitki türünde ve bir kaç hayvanda görülmektedir. Örneğin, yabani yulaf *Avena fatua* çoğunlukla kendini-döllemeyle çoğalır, çalışmalar bu türün bazı lokuslarında düşük heterozigotluk olduğunu ortaya çıkarmıştır (Şekil 9.6). Çalışılmış olan bütün lokuslara ait verilerde, kendileşme katsayılarının nerdeyse eşit olduğu hesaplanmıştır, çünkü yakın çiftleşmesi tüm lokusları aynı şekilde etkilemektedir.

Doğal Toplumlarda Genetik Çeşitlilik

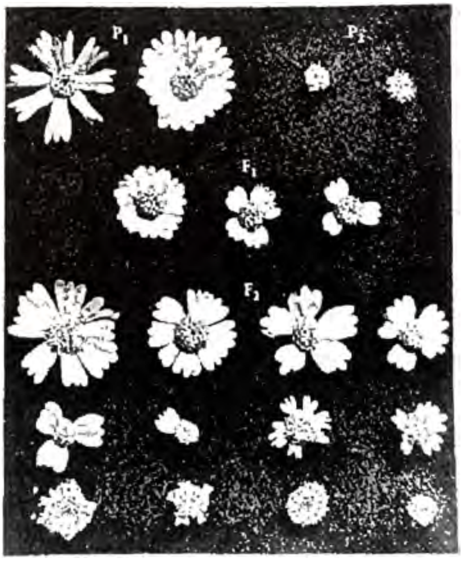
Polimorfizm

Genetik **polimorfizm** (*poly* "çok", *morph* "form") bir toplumda iki ya da daha fazla çeşidin (alel ya da haplotip) bulunmasıdır. Bu terim genelde, toplumdaki nadir bir alelin sıklığının 0.01'den daha fazla olduğunu anlatmaktadır. Eğer bir lokus ya da özellik polimorfik değilse **monomorfik** olarak tanımlanır. Polimorfizm esas olarak, genetik temelli fenotipler için kullanılmakla birlikte, bu terim moleküler düzeydeki çeşitliliği de içermektedir.

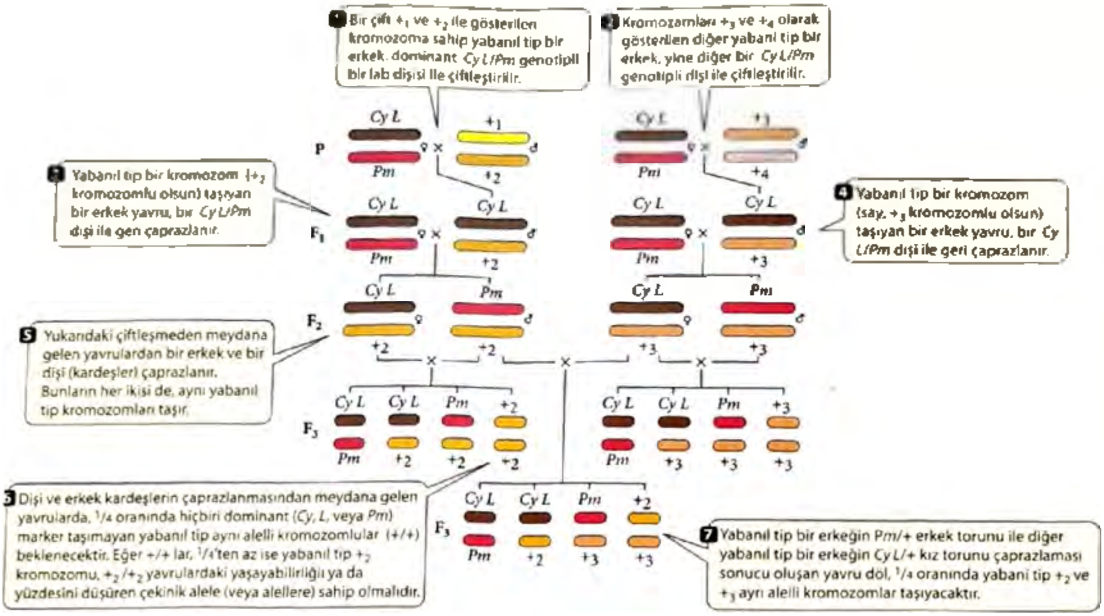
Bir lokusa ait alellerin farklılıklarından dolayı ortaya çıkan fenotipik çeşitlilik birçok bitki ve hayvan türünde bilinmektedir. Hayvanlardaki tek lokus çeşitliliği renklenme deseni (Şekil 9.1A) ve davranış gibi bazı özelliklerde gösterilmiştir. Meyve sineği *Drosophila melanogaster*'de bir lokustaki farklılığa bağlı olarak, 24 saat ya da daha kısa sürebilen günlük etkinlik düzenine sahip farklı genotipler bulunmaktadır. Diğer ilginç polimporfizm örneği ayçiçeklere akraba olan Asteraceae familyasından *Layia glandulosa*'da bilinmektedir (Şekil 9.7). Bunlarda çiçeklerin orta kısmından çıkan küçük yaprakçıkların (floret) bulunup bulunmaması iki lokusun kontrolundadır. Bununla ilgili bazı çiçek durumu farklılıkları Asteracea'de iki tribe ("Tribe" aile ile cins arasında taksonomik bir kategoridir) arasındaki temel ayrımı oluşturmaktadır. Burada olduğu gibi, yüksek taksonomik kategorileri ayıran özellikler, bazen tür içi çeşitlilik olarak da görülmektedir.

Yaşayabilirlikte genetik çeşitlilik

1920'lerin başlarında, genetikçiler *Drosophila*'nın laboratuar toplumlarında çalışılmış olan mutasyonların aynısının (örneğin renklenme, kıllanma, kanat şekli vb. gibi özellikleri etkileyen mutasyonlar), doğadaki toplumlarda da varolduğunu buldular. Bu çekinik alelleri bulmak ve çalışmak için bunların hangi kromozomda bulunduğunu saptamak, yani belirli bir kromozom için homozigot olan sinekleri elde etmek gerekir. Bu da baskın aleli taşıyan yabanıl-sineklerle ve laboratuarda yaşatılan sinekler arasında bir seri çaprazlamayı gerektirir (Şekil 9.8). Bu yolla homozigot hale getirilen kromozom, morfo-



Şekil 9.7 Yüksek bir taksonun belirgin ayırıcı özelliklerinin bazen basit bir genetik temele dayandığını gösteren tür içi çeşitliliğe tipik bir örnek. P_2 ve P_1 ile gösterilen farklı çiçeklere sahip bitkiler aynı *Layia glandulasa* türüne aittir. Fakat P_2 uzun-beyaz petallerinin bulunmaması dolayısıyla daha yaygın form olan P_1'den farklılık göstermektedir. Bu iki fenotip çaprazlandığında F_2'de elde edilmiş olan alttaki 12 çiçekteki farklıklar, bu özellikten sorumlu sadece iki farklı lokusun bulunduğunu göstermektedir. Asteracea ailesindeki iki grup, taksonomik olarak bu anatomik farklılıklara göre birbirinden ayrılmaktadır (Clausen vd. 1947'den).

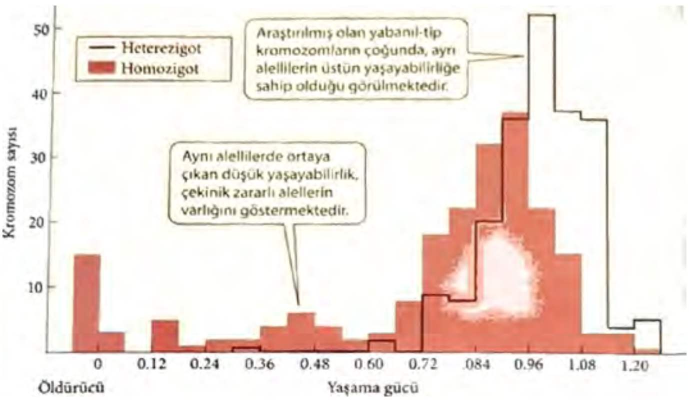


Şekil 9.8 Yabanıl-tip erkek *Drosophila melanogaster*'den bir kromozomu "elde etme" ve bu kromozom bakımından ayrı alelli bir döl oluşturarak çekinik alelleri belirlemek için izlenen çaprazlama yöntemi. Bu şekildeki artı işaretleri yabanıl-tip kromozomları göstermekte ve altsimge ise kromozomun sayısını göstermektedir. Buradaki yöntemde iki yabanıl-tip erkek ($+_1$,$+_2$ ve $+_3$,$+_4$ kromozomlu) her biri, homolog kromozomlarında baskın mutant belirteç içeren dişilerle çaprazlanmaktadır: Bunlar bir homologda *Cy* (kıvrık kanat) ve *L* (loplu kanat) ve diğer homologda *Pm* (erik rengi göz) içeren dişilerdir. Bu kromozomların her biri aynı zamanda krossing-overı önleyen inversiyonlar içermektedir (bkz. Bölüm 8). Sonuçta, her erkeğin yabanıl tip kromozomları (Örneğin, $+_2$) tam olarak F_3 kuşağına aktarılmaktadır. Gösterildiği gibi, çaprazlamalar yapılırsa, F_3 dölü kural olarak +/+ aynı alelli (homozigot), *CyL*/+ ve *Pm*/+ ayrı alellileri (heterozigot) de kapsayan eşit sayıda dört genotip içermektedir. Bu genotiplerin yaşayabilirliği, F_3 dölündeki yüzdelerinin, beklenen 1:1:1:1 oranıyla karşılaştırılması ile ölçülür. En alttaki aile, iki yabanıl tip kromozomu ($+_2$ ve $+_3$) taşıyan ayrı alelli (heterozigot) heterozigot sineklerin nasıl elde edilebileceğini göstermektedir. Yaşayabilirlikleri aynı zamanda çaprazlama sonucunda 1:1:1:1 beklenen oranından sapmayla da ölçülmektedir. (Dobzhansky 1970'den uyarlanmıştır)

lojik özellikleri etkileyen çekinik aleller dışında yaşayabilirlik (yumurtadan erginliğe kadar olan) ile ilgili bazı özellikleri etkileyen alelleri de içermektedir. F_3 nesil sineklerini veren çaprazlamalarda, bu sineklerin dörtte birinin homozigot yabanıl tip kromozom taşıması beklenir. Yavrular arasında, yabanıl tip kromozomlu hiçbir ergin ortaya çıkmıyorsa, bu durumda yabanıl tip kromozom en az bir çekinik **öldürücü (letal) alel** (sineklerin ergin hale gelemeden ölmesine neden olan) taşıyor demektir. Birçok sayıda farklı sinekle bu şekilde çaprazlamaların yapılması, tam öldürücü (complete lethality) ya da düşük yaşama olasılıklı yabanıl tip kromozomların toplumdaki oranını belirlemeyi kolaylaştırmaktadır.

Theodosius Dobzhansky vd., yabanıl *Drosophila pseudoobscura*'dan elde ettikleri yüzlerce 2.* kromozom örneğini incelemiştir. Ayrıca bunlar %10 kadar kopyanın homozigot halde öldürücü olduğunu bulmuştur (Şekil 9.9). Geri kalan kromozomların yaklaşık yarısının, belli bir derecede düşük yaşayabilirliğe neden olduğu saptanmıştır. Genomdaki diğer kromozomlarda da benzer sonuçların ortaya çıkması, homozigot olduğunda yaşayabilirliği ciddi ölçüde düşüren en az bir kromozomun, nerdeyse her sinekte bulunduğu kanısına varılmasını sağlamıştır. Bundan başka birçok kromozom kısırlığa (sterility) da neden olmaktadır. Morton, Crow ve Muller (1956) akraba evliliği sonucu ortaya çıkan ölümlerle ilgili farklı analiz yöntemlerini

***Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura* ve *Drosophila*'nın diğer birçok türleri X/Y, 2, 3 ve 4 ile olarak belirtilen dört çift kromozoma sahiptir. X kromozomu ile 2 ve 3. kromozomlar yaklaşık olarak birbirine yakın sayıda gen taşırlar.



Şekil 9.9 Şekil 9.8'de tanımlanan yönteme göre, doğal bir *Drosophila pseudoobscura* toplumundan elde edilmiş olan kromozomlardaki göreli yaşayabilirlik sıklığı dağılımı. Şekil 9.8 de anlatıldığı gibi 1.00 değerindeki bir yaşayabilirlik değeri, F_1 neslindeki laboratuvar ve yabanıl tip genotiplerin beklenen oranlara uyumunu göstermektedir. Renklendirilmiş dağılım, 195 yabanıl kromozomdaki aynı alelli bireylerin yaşayabilirliğini (yumurtadan ergine kadar olan yaşama yüzdesi) göstermektedir. Kromozomların çoğunluğu aynı alelli olduğunda yaşayabilirliğin düşmesi bunların zararlı çekinik alelleri taşıdığını göstermektedir. Yüksek yaşayabilirliğe sahip olan değişik yabanıl heterozigot kromozomlar siyah çizgi ile gösterilmiştir. (Lewontin 1974'den uyarlanmıştır.)

kullanarak, insanların aynı sinekler gibi olduğu sonucuna ulaştılar: "yani sıradan bir insan, erken erginlik döneminde ya da geç evrede ölüme neden olan, 3-5 kadar çekinik öldürücü aleli [lethal alel] heterozigot olarak taşımaktadır."

Daha sonraki çalışmalarda doğrulanmış olan bu tip durumlar, yaşamı sarsan genetik bozuklukların önemini ortaya çıkarmıştır. Bunlar ayrıca *doğal toplumlarda, sadece bireyler homozigot olduğunda kendisini gösteren çok büyük miktarda gizli genetik çeşitliliğin* bulunduğunu vurgulamaktadır. Diğer taraftan, iki farklı letal kromozom (örneğin yabanıl tip iki sinekten gelen) taşıyan sinek çaprazlandığında, heterozigot yavrular genelde normal yaşama gücüne sahiptir (Şekil 9.9). Dolayısıyla, iki kromozom, farklı lokuslarda bulunan öldürücü alelleri taşımalıdır: biri letal homozigot, örneğin *aaBB*, diğeri de *AAbb* ve normal yaşama gücüne *sahip AaBb* heterozigottur, çünkü bunda her bir çekinik öldürücü mutasyonun etkisi, baskın "normal" alel tarafından örtülmektedir. Bu verilerden, herhangi bir lokusta yer alabilen öldürücü bir alellin çok nadir ($q < 0.01$ civarı) olduğu ve yüksek orandaki öldürücü kromozomların nedenin de birçok lokusta yer alan nadir letal aleller olduğu anlaşılmaktadır.

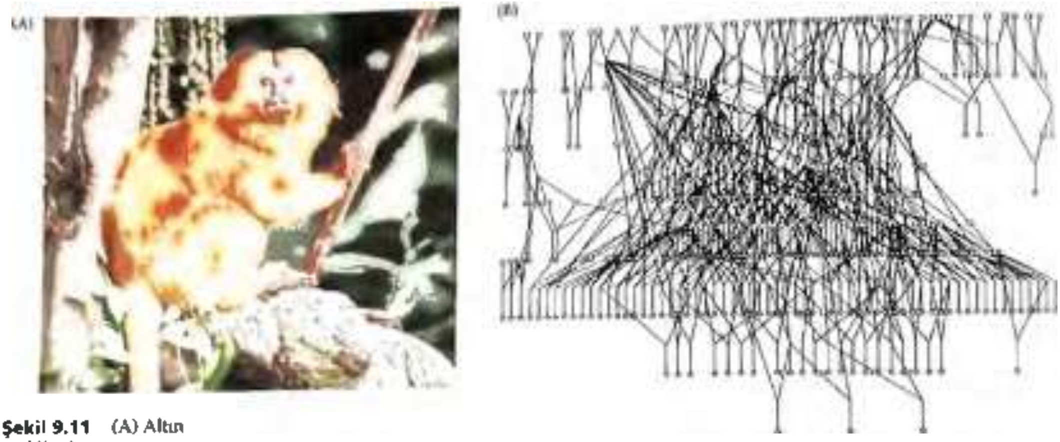
Kendileşme çöküntüsü (Inbreeding depression)

İnsan toplumları ve diğer diploid türlerin, zararlı etkileri olan çekinik alelleri barındırması ve yakın çiftleşmesinin homozigotların oranını arttırması nedeniyle toplumda yaşayabilirlik, üreme başarısı vb. gibi uyum başarısı (fitness) bileşenlerinde bir düşme yaşanır. Bu düşmeye kendileşme çöküntüsü **(inbreeding depression)** denilmektedir. Bu etki, insan toplumlarında uzun zamandır bilinmektedir (Şekil 9.10). Örneğin, özellikle Askenazim Yahudileri'nde görülen ve çekinik bir alelin neden olduğu Tay-Sach sinirsel hastalıklı bireylerin oldukça yüksek bir oranını (%27-53), ilk kuzen evliliklerinin çocukları oluşturmaktadır (Stern 1973).



Şekil 9.10 İnsanlarda kendileşme çöküntüsü: akrabalık ne kadar yakınsa, çocuklar arasındaki ölüm oranı da o kadar fazla olmaktadır. Veriler 1903-1907 yıllarında, yaşları 21 yaşına kadar olan kayıtlı evlileri içeren İtalyan toplumlarından alınmıştır. (Stern 1973'den uyarlanmıştır).

Kendileşme çöküntüsü, soyu tükenme tehlikesindeki türlerin hayvanat bahçelerindeki küçük toplumlarında oldukça iyi bilinen bir problemdir. Bu toplumlardaki yakın çiftleşmesini en aza düşürecek, özenli üretme tasarımları gerekmektedir (Frankham vd. 2002; Şekil 9.11). Yakın çiftleşmesi, aynı zamanda doğadaki küçük toplumların soyunun tükenme tehlikesini de arttırmaktadır. Örneğin Thomas Madsen vd., (1995, 1999) küçük bir zehirli engerek türünün (*Vipera berus*), İsveç'teki 40'tan az sayıda birey içeren yalıtılmış toplumunu çalıştılar. Bu toplumdaki yılanlarda yüksek derecede homozigotluk bulundu (ileriki konularda bunun nasıl hesaplandığı görülecektir). Ayrıca dişilerin yavru sayılarının düşük (yakın çiftleşmesi görülmeyen diğer engerek toplumlarıyla karşılaştırıldığında) ve birçok yavrunun sağlıksız ya da ölü doğduğu saptandı. Araştırmacılar diğer toplumlardan alınan 20 adet



Şekil 9.11 (A) Altın renkli aslan maymunu (*Leontopithecus rosalia*) soyu ciddi tehlike altında olan küçük bir Brezilya maymunudur. Türü çoğaltma programı dahilinde 140 hayvanat bahçesinde üretilen yaklaşık 500 hayvan, koruma altında olan doğal alanlarına bırakılmıştır. (B) Özenli bir toplum dışı çiftleştirme tasarımıyla azaltılan kendileşme, bu soyağacında gösterilmiştir. Çizgiler belirli dişi (daireler) ve erkeklere (kareler) ait yavruları göstermektedir. (A © Tom ve Pat Leeson/Foto Araştırmacıları Ltd.; B Frankham vd. 2002'den uyarlanmıştır).

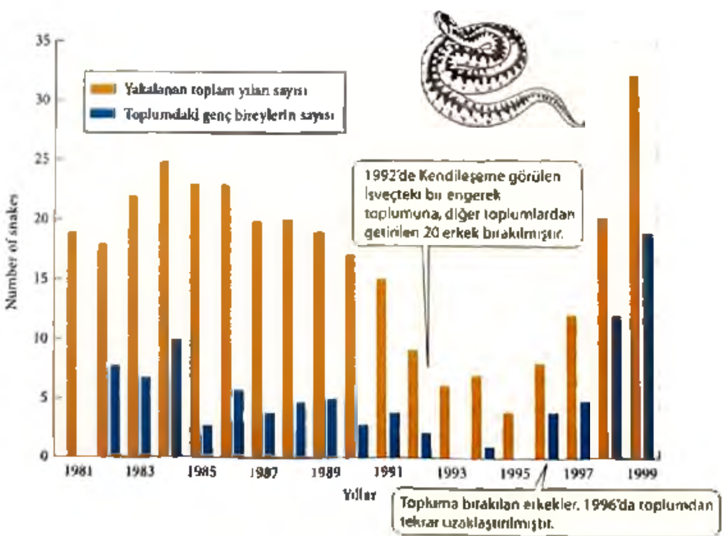
erkek engereği bahsedilen topluma bıraktılar ve dört çiftleşme mevsiminden sonra tekrar toplumdan uzaklaştırdılar. Bu işlemden kısa bir süre sonra topluma dışardan getirilen bu erkeklerin mevcut dişilerle çiftleşmesi sonucu iyileşen yaşayabilirlikten dolayı, toplum belirgin bir şekilde büyümüştür. (Şekil 9.12).

Proteinlerdeki genetik çeşitlilik

Eğer toplumlar çeşitlilik göstermeyip tek düze olsaydı, mutasyonlar önceki genotipleri nadiren değiştirseydi evrim çok yavaş olurdu. Hızlı evrimsel değişimin gizemini anlayabilmek için doğal toplumların ne kadar genetik çeşitlilik içerdiğini bilmek yararlı olacaktır.

Bu soruyu yanıtlamak, bir toplumdaki lokusların ne kadarının çeşitlilik gösterdiğinin, her bir lokusta kaç tane alel olduğunun ve bunların sıklıklarının ne olduğunun bilinmesini gerektirir. Bunun için, lokusların rastgele bir örneklemesini yaparak monomorfik ve polimorfik lokusları saymamız gerekir. Sıradan fenotipik özellikler bu bilgiyi sağlayamaz, çünkü tekdüze fenotipik özelliklerde ne kadar genin etkili olduğunu hesaplayamayız.

Drosophila pseudoobscura ile çalışan Richard Lewontin ve John Hubby bu soruya önemli bir çalışma ile açıklık getirdiler. Bulgularında, çoğu lokusun proteinleri (enzimler dahil) kodladığını ve çeşitlilik göstermeyen bir enzimin monomorfik lo-

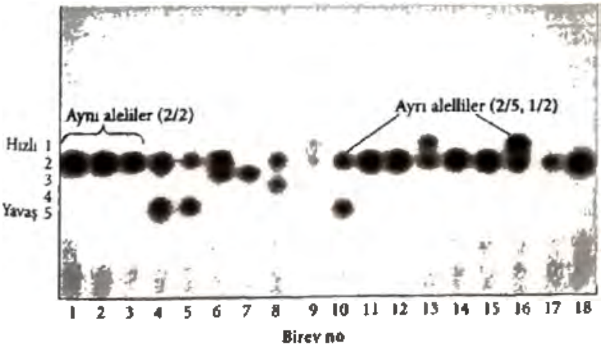


Şekil 9.12 İsveç'te kendileşme görülen bir engerek toplumunda sayıca azalma ve artma. Altın renkli çubuklar toplumda her yıl bulunan erkeklerin toplam sayısını temsil etmektedir; mavi çubuklar topluma eklenen genç hayvanları göstermektedir. (Madsen vd. 1999'dan)

kusun işareti olduğunu, çeşitli bir enzimin ise polimorfik bir lokusun göstergesi olduğunu bildirdiler. Biyokimyacılar ise zaten belirli proteinleri izleyebilme tekniklerini geliştirmişlerdi. Elektroforezde, bir nişasta jel ortamı ya da hazırlanmış benzer ortama yerleştirilen bir doku özütü (ya da homojenize edilmiş *Drosophila* gibi bir hayvan örneğinin tümü) yani proteinler bu ortamda bir uçtan diğer uca doğru yavaşça hareket edebilmektedir. Jel ortamına elektrik akımı verildiğinde proteinler molekül büyüklükleri ve elektrik yükleri oranında hareket etmektedir. Amino asit farklılıklarına göre proteinlerin elektrik yükü de farklı olmaktadır, böylece belirli bir proteinin farklı aleller tarafından kodlanmış olan değişik çeşitleri arasındaki farklılıklar proteinlerin jel ortamındaki hareketlerine göre belirlenebilir. Belirli bir enzimin jel ortamındaki konumu, enzim bir substratla tepkimeye sokularak gözlenebilir, bu işlemde izlenecek ürün bir seri reaksiyona tabi tutularak boyanır ve böylece bandlar şeklinde görülebilen bir yapı ortaya çıkar. Eğer lokus monomorfik ise tüm bireylerden alınmış örnekler elektrik alanda aynı ölçüde hareket edecek ve dolayısıyla aynı bantlara sahip olacaktır; eğer lokus polimorfik ise proteinlerin farklı hareketi dolayısıyla da çeşitli homozigot ve heterozigot genotiplerin varlığını gösteren değişik bantlar oluşacaktır (Şekil 9.13). Her biri farklı bir lokusu temsil eden değişik enzimler ve diğer proteinler bu şekilde araştırılabilmekte, böylece polimorfik lokusların oranı hesaplanabilmektedir. Bu teknik ile polimorfik lokusların miktarı çoğu kez olduğundan daha az olarak hesaplanmaktadır, çünkü birçok farklı amino asit dizi yapıları, farklı elektroforetik hareketlilik sergilemeyebilir. Bir enzimin farklı aleller tarafından kodlanan, elektroforetik olarak ayrılabilen farklı formlarına **allozim** adı verilmektedir.

Lewontin ve Hubby *Drosophila pseudoobscura* toplumlarında 18 lokusu incelemişlerdir. Her bir toplumda iki ile altı arası değişen farklı sayıdaki aleller ile temsil edilen lokusların yaklaşık üçte birinin polimorfik olduğu saptanmış ve bu alellerin yüksek sıklıklarda olduğu gösterilmiştir. Heterozigotların oranı, alellerin sıklıklarının hangi düzeyde eşit olduklarının iyi bir ölçüsüdür. (Bkz. Şekil 9.5 ve Kutu A). Hardy-Weinberg dengesinde varsayılan bir lokustaki heterozigotların (H) sıklığı $1 - \sum p_i^2$ dir. Burada p_i, i. alelin sıklığı, p_i^2 ise A_iA_i homozigotunun sıklığıdır. Tüm 18 lokusun (monomorfikler dahil) ortalaması dikkate alındığında, Lewontin ve Hubby'nin her toplumundaki heterozigotların sıklığı yaklaşık 0.12'dir. Bu hesaplama, bir bireyin lokuslarının ortalama %12 heterozigot olduğunu söylemekle aynı şeyi ifade etmektedir (Bu hesaplama, ORTALAMA HETEROZİGOTLUK, $\bar{H}$ olarak adlandırılmaktadır). Harris ve Hopkins (1972)'in daha önceki çalışmaları (Harris 1966) genişleterek bir insan toplumunda gerçekleştirdikleri bir çalışmada, incelenen 71 lokusun %28'inin polimorfik olduğunu ve ortalama heterozigotluğun ($\bar{H}$) da 0.07 olduğunu saptadılar. Bu öncü çalışmalardan sonra diğer araştırmacılar da yüzlerce türü incelediler ve bunların çoğunluğu benzer şekilde yüksek seviyelerde genetik çeşitliliğin bulunduğunu doğruladılar.

Lewontin ve Hubby'nin yayını (bkz. Lewontin 1974) evrimsel biyolojiye önemli bir etkisi olmuştur. Bu çalışmalar ve Harris'in verileri, *eşeyli çoğalan türlerde hemen hemen her bireyin genetik olarak eşsiz olduğunu* pekiştirdi (sadece iki aleli olan, 3000



Şekil 9.13 Bir balık türünde (*Fundulus zebrinus*) 18 adet örneğe ait fosfoglukomutaz enzimindeki genetik çeşitliliği gösteren elektroforez jeli. Elektrik akım altında hareketliliklerine göre beş alozim (alel) fark edilmektedir. En hızlı olan, en üstteki alel 1'dir. En yavaş olan en alttaki, alel 5'tir. aynı alelliler tek band, heterozigotlar çift band oluşturmaktadır. Genotipler soldan sağa doğru: 2/2, 2/2, 2/2, 2/5, 2/5, 2/3, 3/3, 2/4, 1/2, 2/5, 2/2, 2/2, 1/2, 2/2, 2/2, 1/2, 2/2, 2/2. (J. B. Mitton'un izniyle).

polimorfik lokusun hesabı bile insanlar için söz konusu olduğunda, hayali bile zor olan $3^{3000} = 10^{1431}$ sayısında genotip üretilebilecektir). Toplumlar herhangi bir kimsenin düşündüğünden çok daha fazla genetik çeşitliliğe sahiptir. Lewontin ve Hubby, bu kadar büyük bir çeşitlilikten sorumlu neyin olabileceğini sorguladılar ve onların yanıtları da toplum genetikçilerini o zamandan beri meşgul eden bir araştırma gündemi oluşturdu. Bu soru "doğal seleksiyon mu yoksa nötral ve tamamen rastgele olan genetik sürüklenme mi bu çeşitliliğin devamını sağlamaktadır?"

Elektroforez bu soruyu ve diğer bir çok soruyu araştırabilmeye olanak sağlayan önemli bir mekanizma olarak ortaya çıkmıştır. 1966'dan önce doğadaki genler, kar kazındaki renklenmede (bkz. Şekil 9.1A) olduğu gibi, sadece basit fenotipik çeşitlilikle çalışılabiliyordu. Fakat nispeten az sayıdaki tür, bu çeşit polimorfizmlere sahiptir, ayrıca bunları yapay koşullarda çaprazlayarak Mendel kurallarına göre kalıtımını göstermek çok kolay bir iş değildir. Proteinler ise, bol miktardaki genetik çeşitlilikle ve bunların genetik temelini hemen her tür ile çalışmaya olanak sağlamıştır. Bu polimorfizmler, doğal seleksiyon araştırmaları örneklerinde olduğu gibi ya da birbiriyle çiftleştirilen bireylerde izlenen basit genetik markerler olarak çeşitli şekillerde çalışılabilmektedir. Bunlar yaygınlıkla, yakın akraba türlerin ya da toplumların birbirlerinden genetik olarak ne kadar farklı olduğunu belirlemek için kullanılmaktadır. Böylece bunlar, evrimsel biyolojide kullanımı gittikçe artan moleküler bilgiler için ileriye dönük büyük bir adım kabul edilmektedir.

DNA düzeyindeki çeşitlilik

Tamamen DNA dizisi kullanılarak yapılan ilk genetik çeşitlilik çalışması Martin Kreitman (1983) tarafından gerçekleştirilmiştir ve *Drosophila melanogaster*'deki alkol dehidrogenaz enzimini (ADH) kodlayan lokusu içeren 2772-baz çiftlik (base-pair = bp) bir bölgenin 11 kopyasının dizi analizi gerçekleştirilmiştir. Bu türün tüm dünyadaki toplumlarında yaygın olan "hızlı" (*Adh*^{F}) ve "yavaş" (*Adh*^{S}) olarak bilinen elektroforetik alelleri polimorfiktir. Kreitman'ın sadece 11 gen kopyasının dizi analizini yapmasının nedeni, o zamanda DNA dizi analizinin son derece zor oluşuydu. Teknolojideki ilerlemeler sayesinde bugünkü çalışmalar oldukça büyük örneklemeleri içermektedir.

Kreitman, *Adh* geninin dört ekzon ve üç intronunun, ayrıca genin kodlamayan yan bölgelerinin dizi analizini yaptı (Şekil 9.14). 11 gen kopyası arasında 43 baz çifti konumunun değişken olduğunu bulduğu gibi, altı insersiyon/delesyon polimorfizmini (kısa baz çiftlerinin mevcut olup olmaması) de gösterdi. Ekzonlardaki kısımlar (%1.8), intronlardakilerden (%2.4) daha az değişkenlik gösteriyordu. En çarpıcı bulgu, kodlayıcı bölgelerin benzer 14 çeşitliliği içersinde, birisinin farklılık göstermesiydi, bu da *Adh*^{S} ve *Adh*^{F} alelleri arasındaki tek bir amino asit farklılığından sorumlu olan bir nükleotidin değişikliğiydi.

Kreitman'ın öncü sayılan çalışmasının ardından, araştırılan genlerin ve canlıların çoğunda birçok dizi çeşitlilikleri, özellikle benzer çeşitlilikler ortaya çıkarıldı. Ortalama heterozigotluğa (H) benzer bir çeşitlilik hesaplaması da, allozim çeşitliliği hesabı olan, KONUM BAŞINA DÜŞEN ORTALAMA NÜKLEOTİD ÇEŞİTLİLİĞİ (π)'dir, bu da bir



Şekil 9.14 *Drosophila melanogaster*'de *Adh* lokusundaki nükleotid çeşitliliği. İntronlarla (gri bloklar) bölünmüş dört exon (renkli bloklar) çizilmiştir. Sarı bloklar ekzonların kodlayıcı bölgelerini temsil etmektedir. Şekli yukarıdan kesen çizgiler, bu genin 11 kopyasının dizi analiziyle saptanmış olan 43 farklı baz çiftinin ve 6 insersiyon ya da delesyonun (oklarla belirtilmiş) konumlarını göstermektedir. Şekli aşağıdan kesen çizgiler, diğer yöntemle (diziye özgü kesim enzimleri (restriction enzyme) belirlenmiş olan 87 gen kopyası arasındaki 27 değişik bölgenin konumlarını göstermektedir. Alt kısımdaki cetvel, dizi boyunca baz çiftlerinin konumlarını göstermektedir (Kreitman 1983'ten uyarlanmıştır).

toplumdan rastgele örneklenmiş olan iki gen kopyasındaki (dizisindeki) nükleotid farklılıklarının yüzdesini ifade eder. Kreitman'ın *Adh* örneklemesinde $\pi = 0.0065$'dir, gerçi tüm genom olarak *D. melanogaster* çok daha fazla çeşitlilik göstermektedir ($\pi = 0.05$) (Li 1997). İnsan toplumlarındaki konum başı ortalama nükleotid çeşitliliği $\pi = 0.0008$'dir.

Çok lokusluluk ve bağlantının etkileri

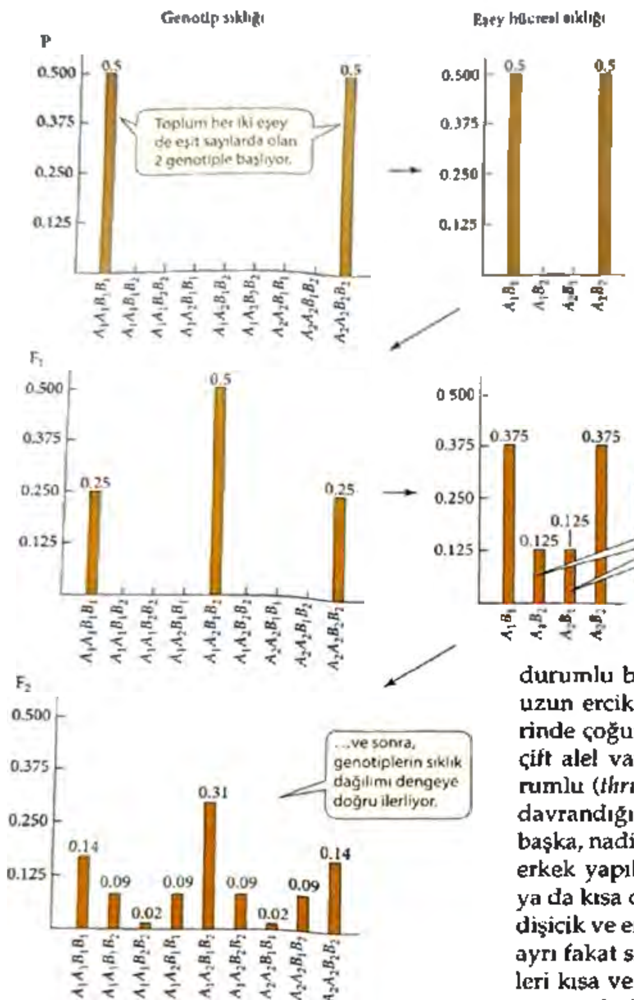
Bir genin diğer belirli genlerle BAĞLANTI göstermesi demek, bunların aynı kromozom üzerinde birbirleriyle fiziksel olarak bağlı olduğu anlamına gelmektedir. (Genetik ve evrimsel biyolojide BAĞLANTI, genler arasındaki işlevsel bir ilişkiyi ya da diğer ilişkileri değil, *sadece* lokuslar arasındaki bağlantıyı ifade etmektedir). Bu bağlantı dikkate değer bir öneme sahiptir. Örneğin bazı durumlarda, bir lokusun alel sıklıklarındaki değişiklikler, bağlantılı olduğu diğer lokuslarda da değişikliklere neden olmaktadır. Diğer bir ifadeyle, eğer A_1 aleline sahip olan kromozomlar, diğer lokustaki B_2 aleline nazaran, B_1 alelini A_1 aleliyle beraber taşıma eğilimi gösteriyorsa, A_1 sıklığındaki bir artış B_1 sıklığında da bir artışa neden olacaktır.

İki toplum düşünelim, birisi sadece $A_1A_1B_1B_1$, diğeri sadece $A_2A_2B_2B_2$ genotiplerini içersin ve bu toplumların karıştığını ve çiftleşmelerin rastgele olduğunu düşünelim. Gelecek kuşaktaki toplumda A_1B_1/A_1B_1, A_1B_1/A_2B_2, A_2B_2/A_2B_2, şeklinde üç genotip olacaktır (bölü işareti, bir bireyin anasından ve babasından aldığı aldığı alel birleşimlerini ayırmaktadır). Bu kuşakta iki lokustaki aleller arasında tam bir ilişki ya da bağlantı bulunmaktadır, bunlar da A_1 ile B_1 ve A_2 ile B_2 arasındadır. Bu birlik, **bağlantı dengesizliği** (linkage disequilibrium) olarak tanımlanmaktadır. Eğer böyle bir birlik yoksa, yani bahsedilen aleller bağımsızsa, lokuslar **bağlantı dengesindedir** (linkage equilibrium). (Bu iki terim biraz yanıltıcı bir ifade içermektedir, çünkü bunlar bir fiziksel bağlantıyı açıkça tanımlayamıyor olabilir, ya da lokuslar fiziksel olarak bağlı olsa da onların alelleri arasında işlevsel bir ilişki olmayabilir).

İndirgemeli bölünme (mayoz) sonucunda oluşan yeniden birleşim (rekombinasyon), bağlantı dengesizliği derecesini düşürür ve lokusları bağlantı dengesine doğru getirir. Eğer bizim örneğimizde yeniden birleşim olmasaydı gametler sadece A_1B_1 ve A_2B_2 kombinasyonlarını taşıyacak ve bunlar birleştiklerinde öncekinde olduğu gibi yine sadece üç genotip oluşabilecekti. Fakat çifte heterozigottaki (A_1B_1/A_2B_2) yeniden birleşim bazı A_1B_2 ve A_2B_1 gametlerinin oluşmasını sağlamakta ve bunlar da A_1B_1 ya da A_2B_2 gametleriyle birleştiğinde A_1B_1/A_1B_2 gibi yeni genotipler üretilmektedir. Bu süreç böyle devam ettiğinde az sayıdaki alel birleşimleri (A_1B_2, A_2B_1) ve genotipler sıklıklarını, kuşaktan kuşağa yavaş yavaş arttırmaktadır, bu olay her bir lokustaki aleller diğer lokustaki alellerden bağımsız olana kadar sürmektedir (Şekil 9.15). Lokuslar arasındaki bağlantı ne kadar kuvvetli ise bu süreç o kadar yavaştır.

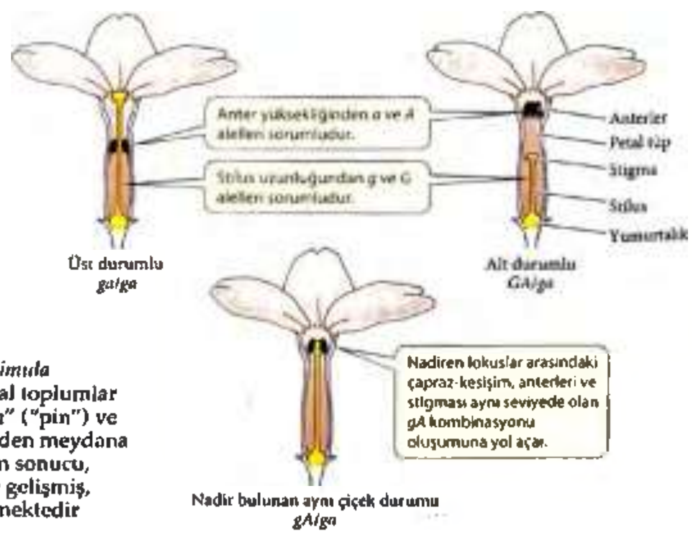
Lokuslar bağlantı dengesinde olduğu zaman, yumurta ya da sperm tarafından bir *A* alelinin taşındığının bilinmesi, onun *B* alelinin sıklığını tahmin etmede bir yarar sağlamayacaktır. Bu durumda bir gametin dört mümkün alel birleşiminden herhangi birini taşıması olasılığı (sıklığı), alellerin tek tek olasılıklar çarpımları olacaktır. Bu olasılıklar alel sıklıklarıdır. Eğer A_1 ve A_2 alellerinin sıklıklarını p_A ve q_A, ($p_A + q_A = 1$), B_1 ve B_2 alellerinkini p_B ve q_B ($p_B + q_B = 1$) şeklinde gösterirsek, yumurtalar (ya da sperm) arasındaki A_1B_1 birleşiminin toplumdaki tüm sıklığı p_Ap_B olacak, $A_1A_1B_1B_1$ (A_1B_1/A_1B_1) genotipinin gelecek nesildeki sıklığı (yüzdesi) da $(p_Ap_B)^2$ ya da $p_A^2p_B^2$olacaktır. Eğer bu şekilde hesaplanan bütün genotiplerin gözlenen sıklıkları, beklenen sıklıkları doğruluyorsa, bu durumda ilgili lokusların bağlantı dengesinde olduğunu söyleyebiliriz. Lokuslar ister bağlantı dengesinde, isterse bağlantı dengesizliğinde olsun, her bir lokustaki genotip sıklıkları tek tek dikkate alındığında, bunlar Hardy-Weinberg sıklıklarına uyacaktır.

Eşeyli üreyen panmiktik toplumlarda, polimorfik lokus çiftleri çoğunlukla bağlantı dengesinde ya da buna yakın olarak bulunurlar. Fakat yine de ilginç istisnalar bulunmaktadır. Örneğin Avrupa çuha çiçeği *Primula vulgaris* heterostil durum göstermektedir, yani bir toplum içindeki bitkilerin ercik (stamen) ve dişicik (pistil) uzunlukları farklılık göstermektedir. Hemen tüm bitkiler ya "üst durumlu" (pin) ya da "alt durumlu" (thrum) iki tip fenotip grubundandır. Üst durumlu bitkide, dişicikler uzundur ve stigma orta kısımda bulunan kısa erciklerden üsttedir. Alt



Şekil 9.15 Her iki cinsiyette eşit sayılardaki iki genotiple ($A_1A_1B_1B_1$ ve $A_2A_2B_2B_2$) başlayan bir toplumda, bağlantısız iki lokus arasında, üç kuşak boyunca bağlantı dengesizliğindeki düşüş. Toplum üyeleri arasındaki genotip sıklıkları solda gösterilmiştir; birleşerek yeni döl verecek olan bunların gametleri arasındaki alel birleşimlerinin sıklıkları sağda gösterilmiştir. Birinci yavru dölden (F_1) başlayarak, gametlerdeki sayıca eksik alel birleşimlerinin (A_1B_2, A_2B_1) sıklığı artmakta, sayıca beklenenin üstünde olan birleşimler (A_1B_1, A_2B_2) ise çift heterozigotlardaki (A_1B_1/A_2B_2) yeniden birleşimden dolayı azalmaktadır. Böylece döller arasındaki genotiplerin sıklık dağılımı değişmektedir. Bu süreç, iki lokustaki aleller birbirleriyle bağımsız olana kadar devam etmektedir.

durumlu bitkide ise dişicik kısadır ve üst kısımda bulunan uzun erciklerden alttadır (Şekil 9.16). Çaprazlama deneylerinde çoğunlukla bu özelliğin kalıtımdan sorumlu sanki bir çift alel varmış gibi bir durum ortaya çıkmakta ve alt durumlu (*thrum*) fenotipin üst (*pin*) durumluya dominant gibi davrandığı bilinmektedir. Fakat bu heterostil fenotiplerden başka, nadiren "homostil" denen yukarıda bahsedilen dişi ve erkek yapıları aynı yükseklikte bulunan (her ikisi de uzun ya da kısa olan) fenotipler de ortaya çıkmaktadır. Bu olayda, dişicik ve ercik yüksekliği durumundan gerçekte birbirinden ayrı fakat sıkıca bağlı olan lokuslar sorumludur: *G* ve *g* alelleri kısa ve uzun dişiciği belirlerken, *A* ve *a* alelleri ise yüksek ve alçak ercik durumlarından sorumludur. Alt durumlu



Şekil 9.16 Çuha çiçeğinde (*Primula vulgaris*) ayrı çiçek durumu. Doğal toplumlar nerdeyse tamamen "üst durumlu" ("pin") ve "alt durumlu" ("thrum") bitkilerden meydana gelmiştir. Nadiren çapraz-kesişim sonucu, stigma ve anterleri aynı seviyede gelişmiş, aynı çiçek formları meydana gelmektedir (Ford 1971'den uyarlanmıştır).

bitkiler *GA/ga*, üst durumlu bitkiler ise *ga/ga* genotiplidir. *Ga* ve *gA* gamet kombinasyonlarının verdiği homositilus formu bitkiler çok nadirdir, çünkü bir böcek tarafından bir bitkiden alınan polen diğerinin stigma yüzeyine, alt ve üst durumlu bitkilerde daha iyi uymakta, bu şekilde alt ve üst durumlu fenotipler karşılıklı olarak daha iyi tozlaşma göstermektedir.

Bağlantı dengesizliği, eşeysiz üreyen toplumlarda (bkz. Bölüm 17) yaygındır, çünkü bunlarda yeniden birleşim azdır. Bağlantı dengesizliği aynı zamanda yakın olarak konumlanmış moleküler belirteç olarak belirlenen kısımlarda, örneğin genlerdeki bazı bölgelerde de görülmektedir. İnsan genetiğindeki araştırmacılar bu şekilde genetik belirteç kullanarak bunlara yakın olan mutasyonyonları ve genetik hastalıkları saptayabilmektedir, bu yöntem BAĞLANTI DENGESIZLIĞI HARITALAMASI adını almaktadır. Yakın zamanda gerçekleştirilmiş olan insan genom analizi çalışmalarının temel alındığı, daha pek çok araştırma halen yoldadır. Elde edilen verileri analiz etmek için, yeni yöntemlerin geliştirilmesinde, evrimsel genetikçiler büyük bir rol oynamaktadır.

Nicel özelliklerdeki (kantitatif özelliklerdeki) çeşitlilik

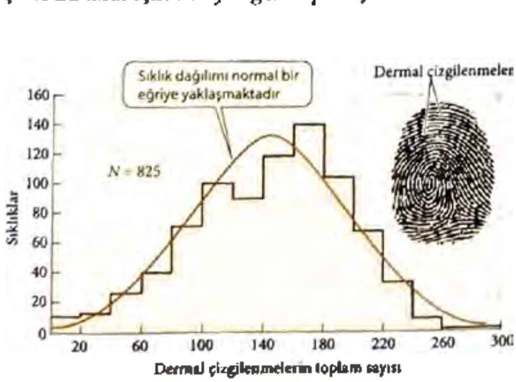
ÇEŞİTLILIĞIN KAYNAKLARI. Alt ve üst durumlu çiçeklerde olduğu gibi, fenotipik özelliklerdeki belirgin genetik polimorfizmler, bireyler arasında çok belirgin olmayan farklılıklardan, örneğin *Drosophila*'da abdomendeki kılsı yapı sayısı, yine insanlarda ağırlık ya da burun şekli gibi çeşitlilikten çok daha azdır. Bu tip çeşitlilik **nicel** ya da SÜREKLI ya da ÖLÇÜLEBILEN çeşitlilik olarak adlandırılır ve çoğunlukla **normal dağılım** gösterir (Şekil 9.17). Bu tip çeşitliliğin genetik bileşeni çoğunlukla **poligeniktir**: Yani, çok sayıda lokus, çeşitliliğin ortaya çıkmasında rol oynamaktadır.

Genotip ve fenotip arasındaki ilişkiyi basit bir model ile temsil eden ve sadece iki lokustaki çeşitlilik şeklinde tasarladığımız nicel çeşitlilik aşağıdaki gibi verilebilir:

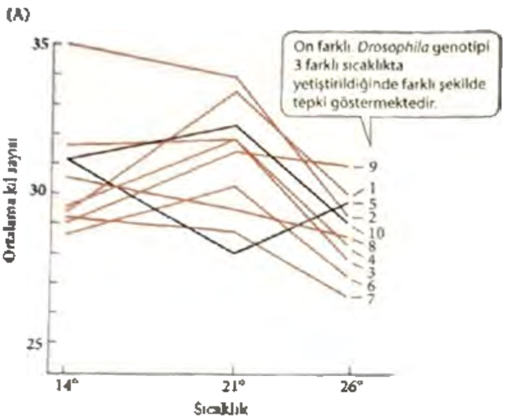
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
B_1B_1	5	6	7
B_1B_2	7	8	9
B_2B_2	9	10	11

Bu örnekte $A_1A_1B_1B_1$ genotipiyle ilgili olarak, her bir ortalamaya göre fenotipe A_2 aleli bir birim katkı sağlamakta, B_2 aleli ise iki birim katkı sağlamaktadır. Bu, tamamen alellerin birikimsel etki yaptığı bir modeldir.

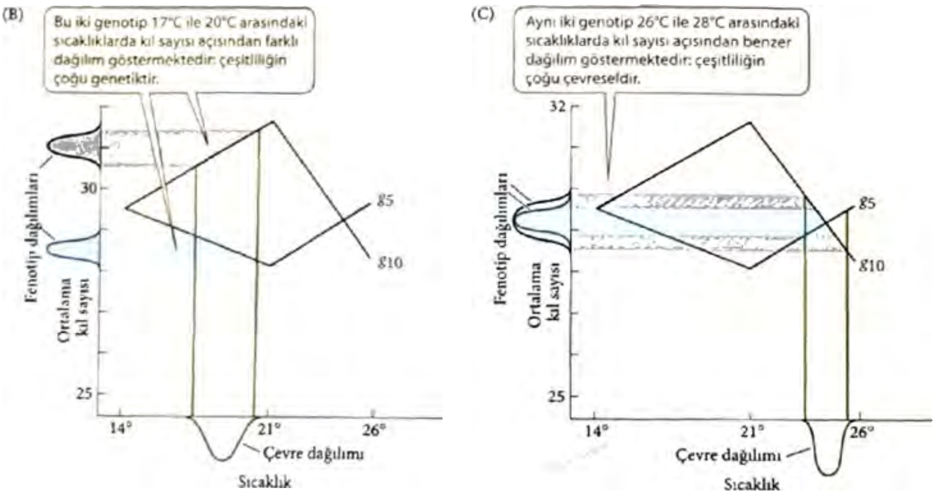
Nicel özellikler çoğunlukla hem genler tarafından, hem de genetik olmayan etkenlerin etkisi ve "gelişimsel etkenler" dolayısıyla çeşitlilik gösterirler. Son sözü edilen terim, gelişim süreçleri içersinde ortaya çıkıp sonradan kaybolan çeşitleri, yani bireyler arasında ya da aynı bireyde zamanla meydana gelen çeşitlilikleri (örneğin asimetri denen durumda aynı hayvanın iki tarafının farklı gelişmesinde, gerçekte iki taraf için de aynı genotip ve çevre etkendir) ifade etmektedir.



Şekil 9.17 825 İngiliz erkeğine ait 10 adet parmak ucunda bulunan dermal çizgilenme sayılarının sıklık dağılımı. Dağılım nerdeyse tam bir normal eğri şeklindedir (kırmızı çizgi). Dermal çizgilenme sayısı, birikimsel kalıtımlı çok genli bir özelliktir ve kalıtsallığı yaklaşık 0.95'tir (Holt 1955'den uyarlanmıştır).



Şekil 9.18 Genotip × çevre etkileşimi örneği, genetik ve çevresel çeşitliliğin fenotipik çeşitliliğe göreli katkıları. (A) Her biri üç farklı sıcaklık aralığında yetiştirilmiş *Drosophila pseudoobscura*'nın 10 genotipine ait erkeklerin abdomenindeki kılların sayısı. Sıcaklık her bir genotipteki kıl sayısı gelişimini farklı şekilde etkilemektedir, diğer bir deyişle genotip ve çevre arasında bir etkileşim vardır. (B) Eğer 5 ve 10 numaralı genotiplerden oluşan bir sinek toplumu 17°C ile 20°C arasındaki normal dağılımlı sıcaklık düzeyinde gelişirse, fenotipler iki modlu bir dağılım verecektir, bu durum çeşitliliğin büyük kısmının genetik olduğunu göstermektedir, çünkü bu genotipler bu sıcaklıklarda fenotiplere oldukça farklı yansımaktadır. (17°C ile 20°C lere giden vertikal çizgileri izleyerek, bu çizgilerin bir genotipin tepkime normunda kesiştiği yeri bulun, sonra tam bunun karşısındaki *y*-eksenini okuyun ve böylece bu sıcaklık aralığında gelişen sineklerdeki beklenen kıl sayısı değeri bulunacaktır.) Her genotipteki sinekler çeşitli sıcaklıklarda geliştiğinden bunlardaki kıl sayısının farklı olması beklenecektir. (C) Aynı olan iki genotip 23°C ile 25°C arasındaki sıcaklık aralıklarında geliştiğinde, çeşitliliğin büyük kısmının çevresel olduğu anlaşılacaktır, çünkü iki genotip bu sıcaklık derecelerine aynı şekilde tepki vermektedir (Gupta ve Lewontin 1982'den uyarlanmıştır).

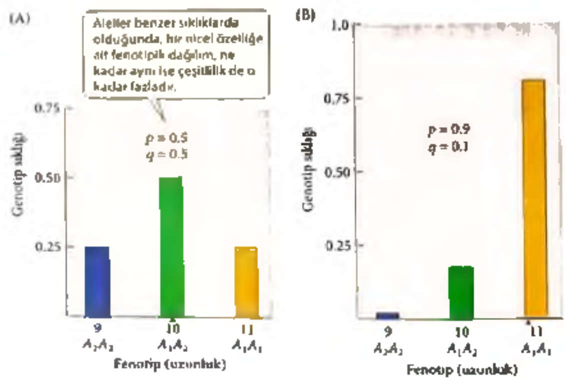


Eğer çeşitlilik hem genetik hem de çevresel etkenlerden kaynaklanıyorsa, mutlaka bunlardan biri olmalıdır diye özelliğin "genetik" mi yoksa "çevresel" mi olduğunu sorgulamanın yararı yoktur. Bundan başka, farklı durumlarda genetik ve çevresel değişkenliğin nisbi miktarları aynı toplum içersinde bile farklılık gösterebilir. Bu özellikle genotiplerin fark gösterdiği **tepkime normu** için, yani bir genotipin değişik çevresel koşullar altında, farklılık gösteren fenotipleri ürettiği durum için geçerlidir. Örneğin Gupta ve Lewontin (1982) üç farklı sıcaklıkta yetiştirilen *Drosophila pseudoobscura*'nın on genotipindeki ortalama abdominal kıl sayılarını hesapladılar. Bu araştırmacılar bir **genotip × çevresel etkileşimi** olduğunu ve sıcaklığın genotip üzerine etkisi ile fenotiplerin farklılık gösterdiğini buldular (Şekil 9.18). Böylece bir toplumda, bireyler arasındaki genetik farklılıklardan dolayı ortaya çıkan fenotipik çeşitlilik miktarı, sineklerin geliştiği belirli bir sıcaklık derecesi aralığına bağlı olmaktadır.

ÇEŞİTLİLİĞİN ÖGELERİNİN KESTİRİMİ. Nicel çeşitliliğin tanımında ve analizinde istatistik ölçüler esas alınmaktadır. Çünkü nicel çeşitliliğe katkı sağlayan lokuslar, çalışmada genelde yalnız başlarına değerlendirilemez. Bir özellikteki genetik çeşitliliğin miktarı, değişken olan lokus sayısına, her bir lokustaki genotip sıklıklarına (Şekil 9.19), ve genotipler arasındaki fenotipik farklılığa bağlıdır.

Çeşitliliğin en yararlı istatistik ölçüsü, bireysel değerlerin ortalama değer etrafındaki dağılımını gösteren **değişkedir (variance)**. Değişke, bireylerin ortalamadan

Şekil 9.19 Sıklıkları (A) $p = 0.5, q = 0.5$ veya (B) $p = 0.9, q = 0.1$ olan alellere bağlı olarak, bir nicel özellik örneği olan boy uzunluğu çeşitliliği. Siyah üçgen aritmetik ortalamayı göstermektedir. Alellerin sıklıkları aynı olduğu zaman, uzunluklar eşit dağılım gösterecek, çeşitlilik de daha fazla olacaktır. (Çeşitliliği daha yüksek olan B toplumunda, rasgele seçilmiş bir bireyin fenotipini kestirmek daha güç olacaktır). Genetik değişke V_G, A'da 0.500 ve B'de 0.472'ye eşittir. Her iki durumda da Hardy-Weinberg dengesinin bulunduğu varsayılmaktadır.



uzaklaşma derecesini ölçer; teknik tanım olarak değişke, gözlemlerin ortalamadan sapmalarının karelerinin ortalamasıdır (bkz. Çizelge C.). Basit problemlerde, bir fenotipik özelliğin değişkesi (V_p), **genetik değişke** (V_G) ve **çevresel değişke** (V_E) toplamıdır (V_E): $V_p = V_G + V_E$. Daha basitleştirerek düşünürsek, bir toplumda her bir genotip ortalama bir fenotipik değere sahiptir (örneğin vücut uzunluğu) fakat ilgili genotipteki bireyler, çevresel etkiler ya da gelişimsel pürüzlerden dolayı fenotiplerinde çeşitlilik göstermektedirler. Farklı genotiplerin ortalamalarını içeren çeşitlilik miktarı genetik değişkedir. (V_G), aynı genotipli (ilgili lokuslardaki) bireyleri içeren ortalama çeşitlilik miktarı ise çevresel değişkedir (V_E). Fenotipte genetik etmenlere atfedilen değişke oranı, bir özelliğin kalıtsallığıdır (heritability) ve h^2 ile gösterilir. Böylece kalıtsallık,

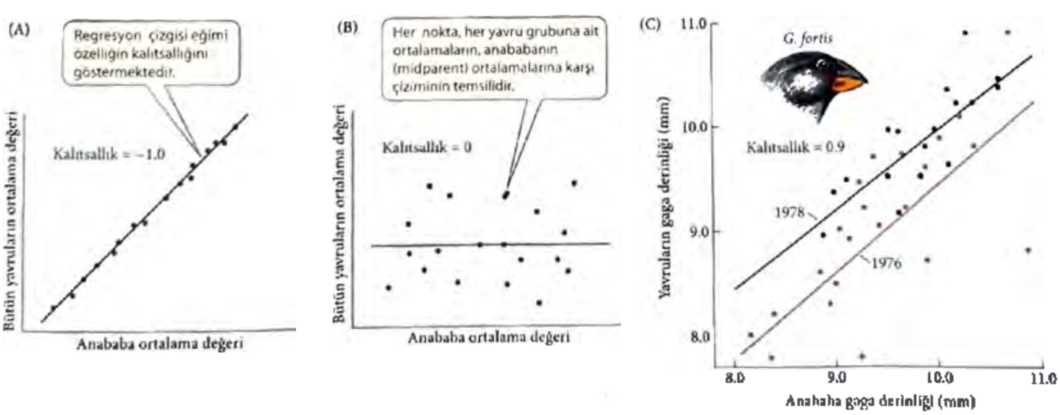
$$h^2 = V_G / (V_G + V_E)$$

şeklinde ifade edilebilir.

Çeşitliliğin genetik bir ögesini saptamanın ve V_G ile h^2'yi hesaplamanın bir yolu anababalar ve yavrular arasındaki ya da diğer yakınlar arasındaki, korelasyonu* hesaplamaktır. Örneğin bir toplumda, farklı gruplara ait, meydana gelen yavrulardaki ilgili bir özelliğin ortalama değerinin tamamen anababalarının grup (MIDPARENT ORTALAMASI) ortalamasına ait olduğunu varsayalım (Şekil 9.20A). Böyle tam bir korelasyon, ilgili özelliğin açık bir şekilde genetik temele dayandığını gösterir.Gerçekte bu örnekte V_G / V_P (kalıtsallık, h^2) 1.0 olacaktır: hesaplanan fenotipik çeşitliliğin tamamı genetik çeşitliliğin etkisiyle oluşmuştur. Eğer korelasyon daha düşük olsaydı, fenotipik çeşitliliğin bir kısmı belki de çevresel çeşitlilikten dolayı olacaktı ve kalıtsallık değeri de daha düşük çıkacaktı.

*Regresyon, yavruların ortalama değeri ile anababa ortalama değerlerini içerir. Regresyon katsayısı bu değerlerin ilişkisini eğim çizgisi şeklinde tanımlar

Şekil 9.20 Anababalar ve yavruların fenotipleri arasındaki ilişki. Her nokta, anababaların (midparent) ortalamalarına karşı çizilen her yavru grubunun ortalamasını temsil etmektedir. (A) Yavruların ortalamasının anababa ortalamasıyla hemen aynı olduğu varsayılan kuramsal bir örnek. Heritabilite 1.00'e oldukça yakın. (B) Yavruların ortalaması ile anababaların ortalamasının korelasyon göstermediği kuramsal bir örnek. İlişkiyi gösteren çizginin eğimi ve kalıtsallık düzeyi yaklaşık 0.00. (C) İspinoz türü *Geospiza fortis*'te 1976 ve 1978 yıllarında çalışılmış gaga derinlik uzunluğu, yavrular ve midparent arasındaki ilişki eğimi her iki yılda da hemen hemen aynı. Eğimden hesaplanan kalıtsallık 0.90'dır. (C Boag 1983'e göre, Grant 1986'dan uyarlanmıştır.)



KUTU 9C Aritmetik Ortalama, Değişke ve Standart Sapma

Bir özelliği belirli sayıda örnekte ölçtüğümüzü varsayalım. Özellik, vücut uzunluğu gibi sürekli veya bir balıktaki belirli yüzgeç dikenlerinin sayısı gibi süreksiz çeşitlilik gösterebilir. Burada X_i i'nci örnekte değişkenin değeri olsun (örn. X_3 = 10 cm, 3 nolu balık). Eğer biz n sayıda örnek ölçtüysek, bunlara ait değerleri toplamı $X_1 + X_2 ..... X_n$ ya da

$$\sum_{i=1}^{k} X_i$$

olacaktır (ya da basitleştirirsek $\sum X_i$). Aritmetik ortalama da

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$$

olacaktır.

Eğer değişken süreksiz ise (örn. yüzgeç ışınları), X_1 değerine sahip n_1 birey, X_2 değerine sahip n_2 birey vb. şeklinde gösterirsek k farklı n değeri olacaktır. Böylece aritmetik ortalama

$$\bar{x} = \frac{n_1X_1 + n_2X_2 + \cdots + n_kX_k}{n_1 + n_2 + \cdots + n_k}$$

şeklinde olacaktır.

n_i toplamı n'e eşit olacağından formülü

$$\bar{x} = \frac{n_1X_1}{n} + \frac{n_2X_2}{n} + \cdots + \frac{n_kX_k}{n}$$

şeklinde yazabiliriz.

Eğer X_i değerine sahip bireylerin frekansını $n_i/n = f_i$ olarak gösterirsek, formül

$$\bar{x} = \sum_{i=1} (f_i X_i)$$

şeklinde olacaktır.

Örneğin, n = 100 balıktan oluşan bir örneklemde n_1 = 16 balık, 9 ışınlı (X_1 = 9), n_2 = 48 adet balık 10 ışınlı, (X_2 =10) ve n_3 = 36 balık 11 ışınlı (X_3 =11) yüzgece sahip ise, üç fenotipik sınıf (k = 3) vardır. Aritmetik ortalama

$$\bar{x} = \sum_{i=1} (f_i X_i) = (0.16)(9) + (0.48)(10) + (0.36)(11) = 10.2$$

olacaktır.

Balık toplumundan sadece bir örnekleme yaptığımız için, örneklem ortalaması toplumdaki her balığı tek tek ölçerek elde ettiğimiz, toplumun gerçek (parametrik) ortalamasının bir kestirimidir.

Değişkenlik miktarını nasıl ölçebiliriz? Bunun için *dağılım aralığını* (*range*) (en uçtaki iki değer arasındaki farklılık) hesaplayabiliriz, fakat bu ölçü örneklem büyüklüğünden çok etkilenmektedir. Daha büyükçe olan örneklemlerde örneğin, 5 yüzgeç ışınlı veya 15 ışınlı nadir bireyleri ortaya çıkarabilir. Bu nadir bireyler değişenliğin düzeyi hakkındaki fikrimize pek bir şey katmaz. Bu nedenle ve diğer başka nedenlerden dolayı, değişkenlik hakkında bilgilenmek için en çok kullanılan ölçüler değişke ve onunla yakın ilişki içinde olan standart sapmadır. Gerçek (parametrik) değişke, her bir gözlemin aritmetik ortalamadan sapmasının karesinin ortalama değeri üzerinden aşağıdaki şekilde hesaplanmaktadır:

$$V = \frac{(X_1 - \bar{x})^2 + (X_2 - \bar{x})^2 + \cdots + (X_n - \bar{x})^2}{n_i - 1}$$

$$= \frac{1}{n-1} \sum_{i=1} n_i (Xi - \bar{x})^2$$

İstatistiki nedenlerden dolayı, bir örneklem değişkesinin paydası n yerine $n - 1$ olarak alınır. Yüzgeç ışını

Peter Boag (1983), Galapagos Adalarına ait bir ispinozdaki (*Geospiza fortis*) kalıtsallığı çalıştı. Araştırmacı, *G. fortis* çiftlerini ve yavrularını işaretledi böylece bunları bireysel olarak izleyerek kayıtlarını tuttu. Daha sonra gaga derinliği ve diğer birkaç özelliğin fenotipik değişkenliğini hesaplayarak anababalar ve yavruların arasındaki korelasyonunu çıkardı (Şekil 9.20C). Gaga derinliği için hesaplanan kalıtsallık değeri 0.9 bulundu; yani bireyler arasındaki fenotipik çeşitliliğin %90'ı genetik ögelere ve %10'u da çevresel etkenlere bağlıydı.

Kontrollü eşleştirmelerin sağlanabilmesi ve yavruların daha kolay izlenebilmesi dolayısıyla seralarda ya da laboratuarlarda yetiştirilen canlılara ait değişik özelliklerin genetik çeşitlilik ve kalıtsallıkları daha sık hesaplanmıştır. Çoğu türe ait çalışılmış çoğu özellik genetik olarak çeşitlidir ve h^2 genelde 0.1 ve 0.9 arasındadır (örneğin Mousseau ve Roff 1987).

İnsan toplumlarındaki kalıtsallık çoğunlukla dizigotik ("çift yumurta" ya da "ayrı yumurta ikizi") ikizler arasındaki korelasyon ile monozigotik ("tek yumurta ikizi") ikizler arasındaki korelasyonun karşılaştırıldığı çalışmaları içermektedir. Monozigotik ikizler genetik olarak aynı olduklarından bunlara ait korelasyonun daha yüksek olması eğilimi vardır. Toplumlardaki fiziksel özelliklerin, örneğin boy, parmak uzunluğu, baş genişliğinin kalıtsallığı çok yüksektir (yaklaşık 0.84–0.94), der-

KUTU 9A *(devamı)*

sayısı üzerindeki hipotetik veri kümesine ait hesaplamalar aşağıdaki sonucu verecektir.

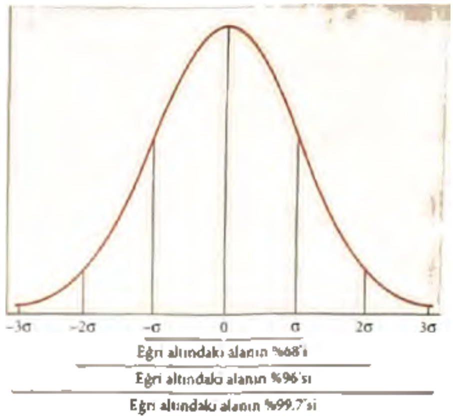
$$V = \frac{16(9-10.2)^2 + 48(10-10.2)^2 + 36(11-10.2)^2}{99} = 0.485$$

Değişke çok kullanışlı bir istatistik ölçüdür, fakat kareli birimlerle ifade edildiğinden kavranması güçtür. Bunun karekökü olan **standart sapmayı** algılamak daha kolaydır (bkz. Şekil 4.22):

$$s = \sqrt{V}$$

Bizim kuramsal örneğimizde

$S = \sqrt{0.485} = 0.696$. Bu değerin anlamı belki de en iyi şekilde, 9 ışınlı 1 balık, 10 ışınlı 18 balık ve 11 ışınlı 81 balık içeren daha az değişkenlik gösteren örneklem ile karşılaştırıldığında anlaşılacaktır. Yani sözü edilen örneklemde $\bar{x} = 10.8$, $V = 0.149$ ve $s = 0.387$ olur. Bu örneklemede V ve s önceki örneklemeden daha küçüktür, çünkü ortalamaya yakın bireyler daha fazladır. Bir sürekli değişken, örn. boy uzunluğu, çoğunlukla çan eğrisi şeklini, ya da diğer deyişle normal dağılım gösterir (Şekil 1). Bu dağılımın matematiksel olarak ideal biçiminde (çoğu gerçek örneklem buna oldukça yaklaşır), bu eğrinin altında tüm bireysel değerlerin yaklaşık % 68'i ortalamadan bir standart sapma eksi ya da artı yönünde ayrılırlar. Ya da bu yüzde, iki standart sapmada % 96 ve üç standart sapmada % 99.7'dir. Örn. balıkların bir örneklemesinde boy uzunluğu normal dağılıma uymuş olsun, ayrıca $\bar{x} = 100$ cm ve $s = 5$ cm ($V = 25$ cm) ise, balıkların % 68'i 95 cm ile 105 cm arasında olacaktır veya % 96'sı 90 cm ile 110 cm arasında olacaktır. Standart sapma ne kadar büyükse dağılımın sınırları da o kadar geniş olacaktır (örneğin; $s = 10$ cm olsun, $V = 100$ cm ise, % 68'lik eğri için sınırlar 90 cm ile 100 cm olacaktır).



Şekil 1 Aritmetik ortalamanın sıfır referans noktası olarak alındığı ve *x*-ekseni üzerinde gösterilen değişkenin nasıl standart sapmalar şeklinde ölçüldüğünü anlatan normal dağılım eğrisi. Ayraca alınmış alanlar, normal eğri altındaki aritmetik ortalama eksi veya artı bir, iki ve üç standart sapma ile ilgili yüzdeleri (yani gözlemlerin yüzdesini) göstermektedir. Standart sapmanın gerçek değeri σ ile gösterilmektedir; bir örneklemeye dayalı σ kestirimi, bu kitapta *s* ile ifade edilmektedir.

matoglifik özelliklerdeki çeşitlilik ise (parmakizi) nerdeyse tamamen genetik (0.96) temellidir. (Lynch ve Walsh 1998).

YAPAY SEÇİLİM Bir özellik eğer genetik temele dayanıyorsa seçilim onu değiştirebileceğinden **yapay seçilim** bir özellikteki genetik çeşitliliği saptamak için kullanılabilmektedir. Bunu gerçekleştirmek için, bir araştırmacı (bitki ya da hayvan yetiştiricisi) sadece ilgilendiği söz konusu özelliğe sahip (ya da özelliklerin birleşimine sahip) canlıları yetiştirmektedir. Yapay seçilim, doğal seçilimle bir dereceye kadar örtüşebilir, fakat kavramsal olarak ikisi arasındaki fark yapay seçilimde bireylerin çoğalma başarısının, bunların tüm yaşama ve çoğalma potansiyelinden (tüm özelliklerin esas alındığı) çok, büyük ölçüde yetiştirici tarafından seçilen tek bir özellik tarafından belirlenmesidir.

Bu tür çalışmaların yüzlercesi yapılmıştır. Örneğin, Theodosius Dobzhansky ve Boris Spassky (1969), *Drosophila pseudoobscura*'da 20 adet yabanıl dişinin yavrularını yetiştirerek bir toplum oluşturdular ve bu toplumdan seçerek ayırdıkları sineklerle farklı bakım kafeslerinde beslenen seçilmiş özel toplumlar oluşturdular. Bu toplumlardan ikisi pozitif fototaksi (ışığa doğru hareket) ve ikisi de negatif fototaksi (ışığın aksi yöne doğru hareket) gösterenlerden seçildi. Işıkla ilgili yönelim



Şekil 9.21 *Drosophila pseudoobscura*'da ışığa yönelim (fototaksi) seçilimi. (A) Bir labirent kesitinin şematik görünümü. Labirent dikey olarak bir ışık kaynağının altına konulmuştur, sinekler dip kısımdan bırakıldığında yukarı doğru ışıklı veya ışıksız bölmeleri seçerek ilerleyebilmektedir. Ara bölmeler arasındaki yatay geçitler engellenmiştir. Şekil, sineklerin seçme deneylerinde yapmış olduğu 15 seçimden ilk 3'ünü göstermektedir. (B) Pozitif ve negatif ışığa yönelim için seçilmiş iki topluma ait sineklerin ilk 20 kuşakta ortalama ışığa yönelim değerleri. (Dobzhansky ve Spassky 1969'dan uyarlanmıştır.)

eğilimleri olan sinekleri seçerken, araştırmacılar daha hiç çiftleşmemiş olan dişileri ışığa doğru 15 ardışık seçim yolu izleyerek, sonunda 16 tüpten birine ulaşan bir labirent düzeneğine koydular (Şekil 9.21A). Işığa doğru 15 seçim yaparak ilerleyen sinekler 1 numaralı tüpe ulaştı, karanlığa doğru 15 seçim yaparak ilerleyenler 16 numaralı tüpe ulaştı, ışığa ve karanlığa doğru eşit sayıda seçim yaparak ilerleyenler ise 8 ve 9 numaralı tüplere ulaştı. Her bir nesilde, her bir toplumdan her cinsiyete ait 300 sinek labirente bırakıldığında, bunlardan her bir cinsiyete ait 25 sinek, iki uçtaki en yüksek (pozitif göçme eğilimli toplum) ve en düşük (negatif göçme eğilimli toplum) sayı değerlerini topladı, bu sinekler seçilerek bunlarla yeni nesiller oluşturuldu. Bu işlem 20 nesil boyunca tekrar edildi.

Başlangıçta sinekler eğilimsiz davrandılar ve ortalama olarak 8-9 puan aldılar (Şekil 9.21B). Fakat çok kısa süre sonra pozitif ve negatif fototaksi için seçilen toplumlar başlangıçtaki ortalamadan saparak, zıt yönlere doğru ayrıldılar. Bu sonuçlara göre, sineklerin ışığa karşı tepkilerinin kısmen kalıtsal olduğunu söyleyebiliriz. Dobzhansky ve Spassky, fototaksinin kalıtsallık değerini 0.09 buldular.

Bu çeşit deneyler *Drosophila* türlerinin, davranış özellikleri (örneğin çiftleşme hızı), morfoloji, yaşamsal olaylar (örneğin ömür uzunluğu), fizyoloji (örneğin böcek öldürücü ilaçlara karşı direnç) ve hatta genetik sistem özellikleri (örneğin krosingover oranı) dahil olmak üzere hemen her özellikte genetik çeşitliliğe sahip olduğunu gösterdi. Yapay seleksiyon, çoğunlukla sayısız özelliklerde son derece farklı olan mısır, domates, gibi tarımsal ürünler, ayrıca domuz, tavuk ve birçok evcilleştirilmiş türlerin çeşitli soylarını üreten üreticiler için önemli bir araç olmuştur. Böyle deneyler aynı zamanda şu yargıyı güçlendirmiştir; *türlerin hemen bütün özelliklerinde içermiş olduğu genetik çeşitlilik, evrimin hammaddesi olarak iş görmektedir*. Ayrıca, genetik çeşitliliğin miktarı o kadar büyüktür ki, *çoğu özelliklerde* Darwin'in hayal edebileceğindenden çok daha *hızlı bir evrimleşmeye olanak verebilmektedir*.

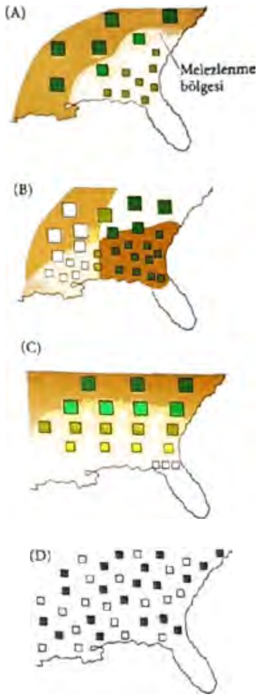
Toplumlar Arasındaki Çeşitlilik

Tek bir panmiktik toplumdan meydana gelen az sayıda tür bilinmektedir. Örneğin bir balık türü olan *Cyprinodon diabolis* Nevada'daki Ölüm Vadisi yakınında bulunan küçük bir gölde endemiktir. Kuzey Amerika ve Batı Avrupa'nın nehirlerindeki bütün yılan balıklarının (*Anguilla rostrata*) çiftleşmek için, Bermuda yakınındaki bir yerde toplandıkları bilinmektedir. Fakat, türlerin büyük çoğunluğu, farklı sayılardaki alt toplumlara bölünmüştür ve çoğu çiftleşmeler de aynı toplumun bireyleri arasında gerçekleşir. Bir türe ait olan bu toplumlar çoğunlukla genetik yapı bakımından farklıdır. Değişik coğrafi bölgelerde bulunan toplumlar arasındaki farklılıkları, yani **coğrafi** çeşitliliği içeren çalışmalar, evrimsel mekanizmaların anlaşılmasına birçok katkı sağlamıştır.

Coğrafi çeşitliliğin örnekleri

Eğer farklı toplumlar, birbiriyle kesişen bir coğrafi dağılıma sahipse, yani bunlar aynı yaşama alanında bulunur ve birbiriyle sık olarak karşılaşabilirse bunlara aynı **yurtlu (simpatrik)** adı verilir (Yunanca *syn*, "birlikte", ve *patra* "yurt" demektir).

Şekil 9.22 Türlerde yaygın görülen bazı coğrafi çeşitlilik desenlerinin şematik olarak gösterilmesi. (A) Dar bir sınır bölgesi boyunca birbiriyle çiftleşme gösteren iki özgün alttür. Büyüklük ve renklenme, uyumlu coğrafi çeşitlilik örneklerini sergilemektedir. (B) Birbiriyle ters ilişkili olarak çeşitlilik gösteren iki özellik (büyüklük kuzeyden güneye doğru, renklenme ise batıdan doğuya doğru değişmektedir). (C) Büyüklük ve renklenmedeki uyumlu (dereceli) coğrafik değişim). (D) Mozaik yaşam alanlarına (örn. nemli ve kurak) bağlı olarak ortaya çıkan, iki fenotipe ait mozaik dağılım şekli.

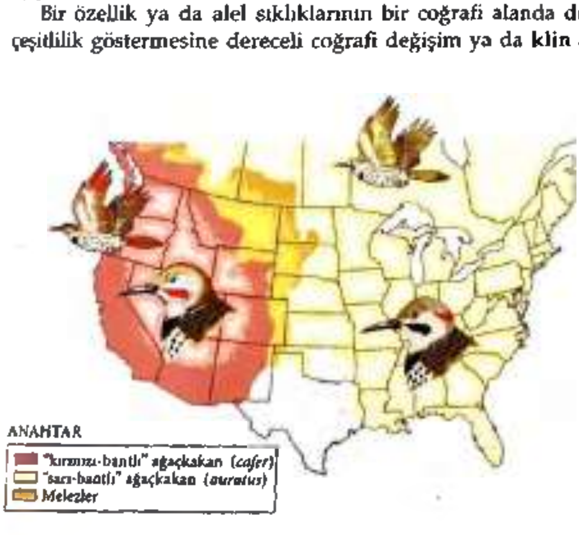


Birbirine yakın olarak bulunan fakat coğrafi yaşam alanları kesişmeyen ve birbiriyle temas halindeki komşu toplumlara ise **komşu yurtlu (parapatrik)** (Yunanca *para*, "yanında" demektir) denir. Ayrılmış dağılımlara sahip toplumlar da **allopatrik** (Yunanca *allos*, "diğer" demektir) olarak adlandırılmaktadır. Coğrafi çeşitliliğin bazı biçimleri yaygın olarak görülmektedir (Şekil 9.22) ve 15 ile 16. bölümlerde tartışıldığı gibi bunlar yeni tür oluşumunun temelini oluşturmaktadır.

Zooloji taksonomisinde **alttür,** ya da COĞRAFİ IRK, türün diğer toplumlarından belirgin şekilde farklı olan ve diğer toplumlardan ayrı bir coğrafi bölgede yaşayan bir toplum ya da toplumlar olarak tanımlanır. (Botanik taksonomisinde bazen alt tür isimleri, birbiriyle çiftleşme potansiyelinde olan simpatrik formlara verilmektedir) Bazı durumlarda, alt türler birkaç özellikte coğrafi çeşitlilik gösterebilir (Şekil 9.22A). Örneğin, Kuzey Amerikan ağaçkakanının (*Colaptes auratus*), doğu ile batıda yaşayan alttürleri olan *auratus* ve *cafer* kanat tüyleri renklenmesi, tepe ve sakal kısmı beneklenmesi, diğer bazı tüy desenlerinin bulunup bulunmaması ayrıca büyüklük özellikleri bakımından farklılıklar göstermektedir (Short 1965; Moore ve Price 1993). Bütün bu farklılıklara rağmen iki toplumun bireyleri birbiriyle Great Plains (Şekil 9.23) denen bölgede çiftlemektedir ve bir **melez bölgesi (hybrid zone,** genetik olarak farklı olan komşu yurtlu formların birbiriyle çiftleşebildiği bölge) meydana getirmektedir.

Farklı özellikler bir çok durumda uyumsuz coğrafi değişkenlik de göstermektedir (Şekil 9.22B). Örneğin sıçan yılanı *Elaphe obsoleta*'nin (Şekil 9.24) bazı alt türleri birbirlerinden renklenmeye göre, diğerleri ise vücut üzerindeki çizgiler ve beneklere göre ayrılırlar. Bu özelliklerin batı, merkez ve doğu toplum gruplarında birbirinden farklılık gösteren coğrafi mitokondrial DNA haplotipleriyle pek ilişkisi yoktur (Burbrink vd. 2000). Farklı özellikler arasında böyle uyumsuzluklar aynı zamanda insan toplumlarında da görülmektedir (bkz. Şekil 9.32). Birçok sistematikçi bu şekilde uyumsuz olarak çeşitlilik gösteren toplumların alt tür olarak tanımlanmasını uygun görmemektedir.

Bir özellik ya da alel sıklıklarının bir coğrafi alanda dereceli olarak değişen çeşitlilik göstermesine dereceli coğrafi değişim ya da **klin** adı verilmektedir (Şe-



Şekil 9.23 Yaygın bulunan bir Kuzey Amerikan ağaçkakanın (*Colaptes auratus*) iki alttürü. Doğu ("sarı-bantlı") alttürü (*C. a. auratus*) ve batı ("kırmızı-bantlı") alttür (*C. a. cafer*) geniş bir melez bölgesi oluşturmaktadır (Moore ve Price 1993'den uyarlanmıştır).

Şekil 9.24 *Elaphe obsoleta*'nın beş alttürü. Komşu yurtlu coğrafi ırklar, dağılım alanlarının buluştuğu yerlerde çiftleşirler. Irkların desen (çizgilenme veya beneklenme) ve renklenmesi farklıdır fakat bu özellikler uyumsuz dağılım deseni sergiler. Diğer taraftan, mtDNA haplotiplerinin dağılımı ilgili özellik açısından farklılık göstermektedir. (Conant 1958'den uyarlanmıştır.)

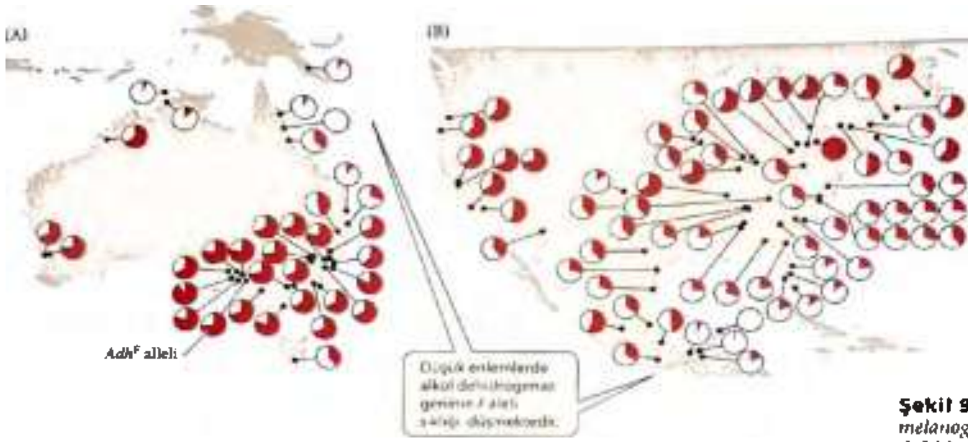


kil 9.22C). Örneğin Kuzey Amerika'da yüksek enlemlere doğru çıkıldıkça, beyaz kuyruklu-geyikte (*Odocoileus virginianus*) vücut büyüklüğü artmaktadır. BERGMAN KURALI olarak adlandırılan, vücut büyüklüğü ile enlem arasındaki bu pozitif ilişki memeliler ve kuşlarda oldukça yaygındır. Şansa bağlamak için çok fazla sayılabilecek bu uyum, doğal seçilimden dolayı olan *uyumsal coğrafi* çeşitliliğe önemli kanıt sağlamaktadır. Daha büyük vücudun soğuk iklimlerde yaşayan homoterm hayvanlara avantaj sağladığı düşünülmektedir, çünkü bu büyük cüsse dolayısıyla vücut yüzey alanı azaltmakta ve vücut büyüklüğüne orantılı olarak vücuttaki ısı kaybı da az olmaktadır.

Drosophila melanogaster'deki alkol dehidrogenaz polimorfizmi (bkz. Şekil 9.14) alel sıklıklarında bir dereceli değişime sahiptir, düşük Adh^f alel sıklığı yüksek enlemlere doğru dereceli olarak artar (Şekil 9.25). Bu kararlı ilişki bu olayın uyumsal olduğunu kuvvetli bir şekilde vurgulamaktadır ve bu eğilimin yağış ile ilgili olduğunu belirten kanıtlar vardır (Oakeshott vd. 1982).

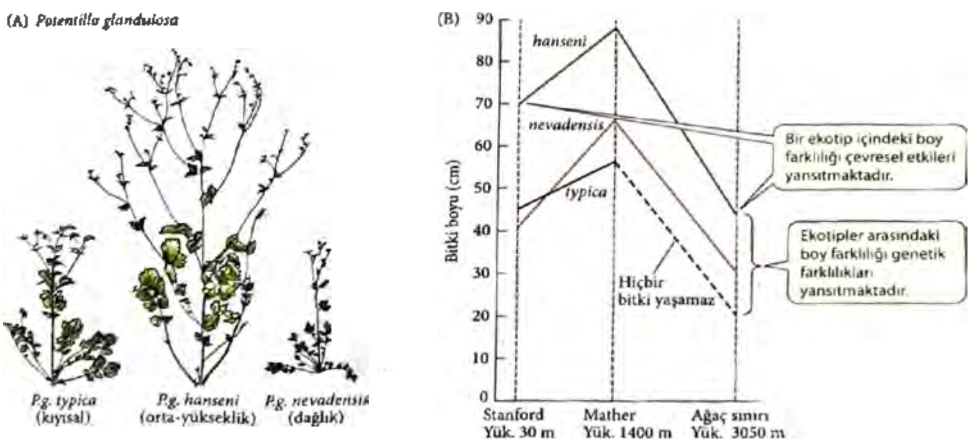
Bazı durumlarda bir özellik az çok mozaik bir model sergileyebilmektedir (Şekil 9.22D) ve bu çoğu kez bir çevresel faktörün dağılımının ya da yaşam alanının parçalı dağılımıyla bağıntılıdır. Bu şekilde, habitat-bağıntılı fenotipler çoğunlukla **ekotipler** olarak adlandırılmaktadır. Bazı durumlarda, aynı ekotipik özellik genetik açıdan bir türün farklı toplumlarında farklılık göstermekte ve onun bağımsız olarak evrimleştiğini anlatmaktadır. Böylece benzeştirici evrim aynı türün farklı toplumları arasında meydana gelebilmektedir.

Ekotiplerle ilgili en ayrıntılı çalışmalardan biri Jens Clausen, David Keck ve William Hiesey tarafından yapılmıştır (1940). Yapışkan beşparmakotu *Potentilla glandulosa*, gül ailesindendir, Kuzey Amerika'nın batısında deniz seviyesinden ağaç sınırı seviyesine kadar olan yerlerde dağılım gösterir. Bitki büyüklüğü, çiçeklerin renk ve büyüklüğü, yaprak morfolojisi ayrıca çiçeklenme zamanı dahil birçok özellikler toplumlar arasında farklılık göstermektedir aynı zamanda bunlar yükselti ile bağıntılıdır.



Şekil 9.25 *Drosophila melanogaster*'de alkol dehidrogenaz lokusundaki Adh^F alelinin sıklığıyla ilgili (A) Avustralya ve (B) Kuzey Amerika dereceli coğrafi değişimleri. Her dairesel çizimdeki boyalı kısımlar, her iki kıtada da yüksek enlemlerde artış gösteren Adh^F sıklığını temsil etmektedir. (Oakeshott vd. 1982'den uyarlanmıştır.)

Clausen vd. ekotipler arasındaki farklılıkların genetik mi, ya da doğrudan çevresel etkilere mi bağlı olduğunu belirlemek için yola koyuldular. Bu amaçla farklı yükseltiye sahip yerlerde bulunan birkaç topluma ait farklı ekotipleri bölerek ya da klonlayarak bunları Kaliforniya'da üç değişik yükseltideki ortak bahçelerde yetiştirdiler. Ekotipler arasındaki çiçek rengi gibi bazı farklılıklar yükselti ile alakalı olmaksızın aynen devam etti. Clausen vd. bu özelliklerin genetik açıdan farklı olduğu ve çevreden etkilenmediği sonucuna vardı. Bitki boyu gibi diğer özellikler üç bahçede farklılık gösterdi çevre etkisini ispatladı, fakat her bir bahçedeki ekotipler birbirinden hiçbir farklılık göstermedi ve bu özelliklerin genetik farklılıklardan da etkilendiği anlaşıldı (Şekil 9.26). Daha ileriki çalışmalarda, Clausen vd. toplumlar arasında bu özelliklerde ortaya çıkan farklılıkların poligenik olduğunu gösterdi.



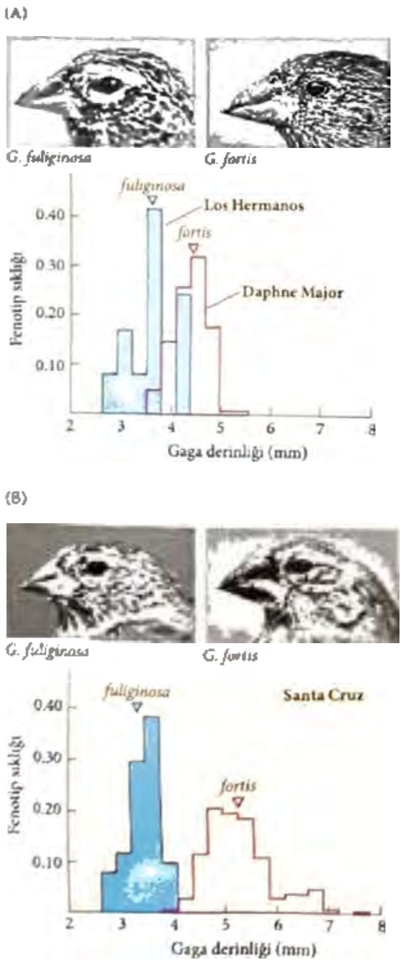
Şekil 9.26 Yapışkan beşparmakotu (*Potentilla glandulosa*) ile yapılan ekotipik çeşitlilik çalışması. (A) Deniz seviyesinden 1400 m yükseltide beraberce yetiştirilen kıyısal, orta-yükselti ve dağlık ekotip örnekleri. (B) Üç farklı yükseltide yetiştirilen üç ekotipin ortalama boyları. Aynı yükseltideki ekotipler arasındaki farklılıklar genetik farklılıkları yansıtmaktadır, farklı yükseltideki aynı ekotip içindeki farklılıklar ise çevresel etkileri yansıtmaktadır. (Clause vd. 1940'dan uyarlanmıştır.)

Uyumsal coğrafi çeşitlilik

Toplumlar arasındaki bazı farklar çevresel farklara bağlanabilir ve bunların uyumsal olduğu görülmektedir. Daha önce, kuşlar ve memelilerdeki çevre ile ısı ilişkisi arasındaki uyumsal farklılıkları yansıtabilen, Bergmann kuralıyla ilgili olarak enleme bağlı çeşitliliğe değindik. Bu kurala benzer iki "kural" daha vardır, bunlardan ALLEN KURALI'na göre, daha soğuk iklimlerdeki kuş ve memeli toplumlarında, vücudun dış eklentileri (kuyruk, kulak gibi) daha kısa olma eğilimindedir. GLOGER KURALI'na göre de, daha çorak çevrelerdeki hayvan toplumlarında, vücut rengi daha açık renkli olma eğilimindedir. Çünkü daha kısa vücut eklentileri daha az yüzeye sahip olacağından ısı kaybı daha yavaş olmaktadır. Açık renkli hayvanlar çorak topraklardaki soluk toprak rengine ve vejetasyon rengine daha iyi uyum sağladığından, bu şekilde avcılar tarafından fark edilmeye karşı iyi bir koruma sağlanmaktadır.

Bazı durumlarda uyumsal çeşitliliğin doğası daha da ilginç olmaktadır. Örneğin yeşil kurbağa (*Rana clamitans*)'nın dağ toplumlarındaki larval gelişim, yüksek arazilerdeki düşük sıcaklıktan dolayı ova bölgelerindeki toplumlardan daha yavaştır. İki farklı çeşit larva düşük sıcaklıkta laboratuvarda birlikte yetiştirilirse, dağ bölgesine ait larvalar ova bölgesine ait larvalardan daha hızlı gelişim göstermektedir (Berven vd. 1979). Böylece toplumlar arasındaki genetik farklar kısmen, arazideki sıcaklık etkilerini dengelemekte ve doğada gözlenen fenotipik farklara karşı gelmektedir. Bu olaya, **karşı-durum** çeşitliliği (countergradient variation) denilmektedir.

Bazı durumlarda iki farklı türün aynı yurtlu toplumları, bir ya da daha fazla özellik açısından ayrı yurtlu toplumlardan bile daha fazla farklılık gösterir. Böyle bir durum, özellik değişimi **(character displacement)** olarak adlandırılır. Özellik değişiminin en olası nedeni, özellikleri içeren türler arasındaki ekolojik çekişmeyi azaltan ya da onlar arasındaki melezleşme şansını azaltan doğal seçilimdir (bkz. 16 ve 18 Bölümler). Ekolojik özellik değişimi, Galapagos Adaları'ndaki ispinozlarda gösterilmiştir (Grant 1986). Örneğin Daphne adasında sadece *Geospiza fortis* ve Los Hermanos adasında *G. fuliginosa* türü bulunur. Bu iki toplumdaki kuşlar aynı gaga büyüklüğüne sahiptirler ve aynı çeşit besinlerle beslenirler. İki türün birlikte bulundukları diğer adalarda ise *G. fortis*, *G. fliginosa*'dan oldukça büyük gagaya sahiptir, aynı zamanda besinleri daha büyük ve daha sert tohumlardan oluşur (Şekil 9.27).



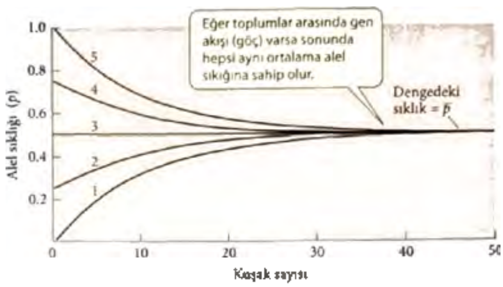
Gen akışı

Bir türün toplumları birbiriyle az ya da çok belli derecelerde gen alışverişi yapar. Bu işlem gen akışı olarak adlandırılır. Genler, göç eden bireyler tarafından (hayvanlar vasıtasıyla olduğu gibi, bu tohumlar ve sporlarla da olabilir) ya da gametler (örneğin polenler ve sucul hayvanların gametleriyle) tarafından toplumlar arasında taşınabilir. Yeni topluma gelip burada üreme başarısı gösteremeyenler gen akışına katkı sağlamaz.

Gen akışı modelleri, canlıları ya birbirinden ayrı toplumlar olarak (örneğin ada toplumları) ya da sürekli dağılımlı toplumlar olarak **(uzaklığa bağlı izolasyon modelleri)** farz eder. Uzaklığa bağlı izolasyon modelinde, bir lokalitenin merkezi kabul edilen her bir bireyin diğerleriyle çiftleşme şansı, bu merkeze olan uzaklıkla ilgili olarak azalmaktadır. Tüm olarak toplumun, birbiriyle çakışan merkezlerden oluştuğu farzedilir.

Eğer diğer faktörler gen akışına karşı çalışmıyorsa, gen akışı bir türün toplumlarını homojenleştirir. Yani, genetik sürükleme ya da doğal se-

Şekil 9.27 Galapagos Adaları'nda tohumla beslenen ispinozlardaki gaga büyüklüğünde özellik değişimi. Gaga derinliği her bir toplumun en çok beslendiği tohumların büyüklüğü ve sertliği ile korelasyon göstermektedir; oklar ortalama gaga derinliğini göstermektedir. (A) Daphne Major'da sadece *G. fortis* ve Los Hermanos'da sadece *G. fuliginosa* bulunmaktadır. (B) Santa Cruz'da iki tür birlikte bulunur ve bunların gaga derinlikleri farklıdır (Grant 1986' dan uyarlanmıştır; fotoğraflar Peter R. Grant'ın izniyle).



Şekil 9.28 Gen akışı toplumlardaki alel sıklıklarının birbirine yaklaşmasında etkilidir. Model, her kuşakta gen alışverişi, (m = 0.1) eşit olan beş farklı toplumdaki bir alelin zaman içindeki değişimini göstermektedir. (Hartl ve Clark 1989'dan uyarlanmıştır.)

çilim yeterince etkili şekilde karşı koymuyorsa, gen akışı ilgili toplumların hepsini aynı alel sıklıklarına getirir (bkz. 10 ve 12. bölümler). Örneğin göçmenlerin aynı büyüklükteki ayrı toplumlara eşit dağılma olasılığı bulunuyorsa, toplumlar arasındaki alel sıklıkları sonunda ortalama düzeye erişir (Şekil 9.28). Bu olayın meydana geliş oranı, GEN AKIŞI DÜZEYİ (m) ile ilişkilidir, yani bu, her kuşakta topluma diğer toplumlardan göçlerle taşınmış çiftleşen bireylerdeki gen kopyalarının toplumdaki gen kopyalarının toplamına oranıdır.

Modelde, yerleşik toplumlar arasında oldukça sabit bir göç oranı vardır. Bazı durumlarda, diğer çeşit bir gen alışverişi daha fazla önem taşıyabilir (McCauley 1993). Eğer bazı yerlerdeki toplumlar yok olursa ve buralarda farklı toplumlardan gelen bireyler tarafından koloniler oluşturulursa, bu kolonilerdeki alel sıklıkları bunların geldiği toplumlardakinin bir karışımı şeklinde olacaktır. Yine, eğer aynı kaynak toplumdan gelmiş öncü bireyler koloni oluşturmuşsa, farklı toplumlar genetik olarak benzer olacaktır.

Bir türün özellikleri, onun dağılım ve gen akışı yetisini büyük ölçüde etkilemektedir. Örneğin kara salyangozları, semenderler ve kanatsız böcekler gibi hayvanlar genelde az hareket eder, bunlar nispeten küçük ve genetik olarak farklı toplumlara bölünmüştür. Gen akışı daha fazla hareket yeteneğine sahip canlılarda daha fazladır, örneğin uzun-uçuşlu kral kelebeği (*Danaus plexippus*), birçok midye ve plankton larvaları akıntılarla uzaklara taşınabilen deniz omurgasızları. Fakat görünüşe bakılırsa, hareketli türler çoğunlukla dikkate değer derecede sınırlı dağılım sergilemektedir. Uzun-mesafe hareket yetilerine karşın doğdukları yere yakın yerde yavrulayan alabalık ve kuşlar gibi birçok göçmen tür, genetik olarak farklı toplumlar oluşturur.

Doğal toplumlar arasındaki gen akışı oranları, bunlar arasındaki genetik farklılıklardan (bkz. Bölüm 10) dolaylı bir biçimde, ya da bireylerin ya da bunların gametlerinin dağılımının izlenmesi şeklindeki doğrudan yöntemlerle hesaplanabilir. Bu işlem, diğerlerinden fark edilmesini sağlayan işaretli (örneğin genetik marker içeren) bireyleri bir yerden salarak gerçekleştirilebilir. Uzaklığa bağlı yalıtımla ilgili, öncü çalışmalardan birinde Dobzhansky ve Wright (1943), portakal rengi mutant göz rengiyle yerli toplumdan ayrılan 4800 *Drosophila pseudoobscura* sineğini, merkezinde muz besiyeri içeren tuzaklar bulunan Californiya'daki bir ağaçlığa bıraktılar. Sonraki birkaç günde (ortaya çıkış ve çiftleşme arasındaki ortalama zaman) portakal göz renkli sineklerin tekrar yakalandığı alanın yarıçapı 250 metre olarak hesaplandı. Araştırma sırasında yaz başında, sineklerin her 100,000 metrekaredeki doğal yoğunluğu yaklaşık 50 olarak bulundu. Böylece bir sinek ortalama 500-1000 kadar diğer sineğe rastlamaktadır. Aynı türde daha sonraki bir çalışmada, Kaliforniya'da bulunan Ölü Vadi'deki bir çöl vahasında bırakılan sinekler, buradan yaklaşık 15 kilometre uzaktaki diğer vahalarda yakalandılar (Coyne vd. 1982).

Bateman (1947) mısır (*Zea mays*) polenlerini kullanarak gen akışını araştırdı, çalışmada bir yerdeki aynı alelli (homozigot) çekinik bitkiler ("tohum ataları") ve bunlara farklı uzaklıklarda yerleştirilmiş aynı alelli baskın bitkiler ("polen ataları)") tarafından döllenerek meydana gelmiş olan ayrı alelli (heterozigot) yeni döl bitkiler sayıldı. Sayım sonucunda sadece 15 m kadar uzaktaki, %1'den daha az yavru bitkinin dominant olan erkek bitki alelini içerdiği bulundu (Şekil 9.29). Benzer çalışmalar, birçok bitki türünde polen ve tohum yayılımı yoluyla gen akışının çok sınırlı olduğunu ortaya çıkardı (Levin 1984).

Toplumlar arasındaki alel sıklığı farklılıkları

Toplumlar arasındaki alel sıklığı değişkenlikleri çeşitli yollardan hesaplanabilir. Yaygın olarak kullanılan bir hesaplama olan, bir lokus ve iki alel hesabı şu formülle hesaplanmaktadır.



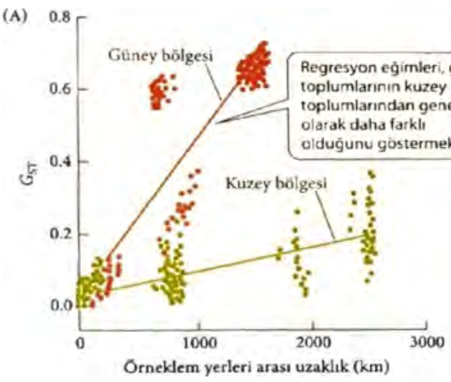
Şekil 9.29 Rüzgar yardımıyla tozlaşan bir bitki olan mısırda gen akışı. y ekseni, baskın mısırlardan farklı uzaklıklarda yetiştirilen çekinik mısırlardaki baskınlık gösteren yavru oranını vermektedir. Rüzgarın polen yayılımı üzerindeki etkisi dolayısıyla, polen kaynağının kuzey ve güneyindeki bitkilerin eğrileri farklıdır. Polenlerin çoğu kısa mesafede yayılım göstermiştir (Bateman 1947'den uyarlanmıştır).

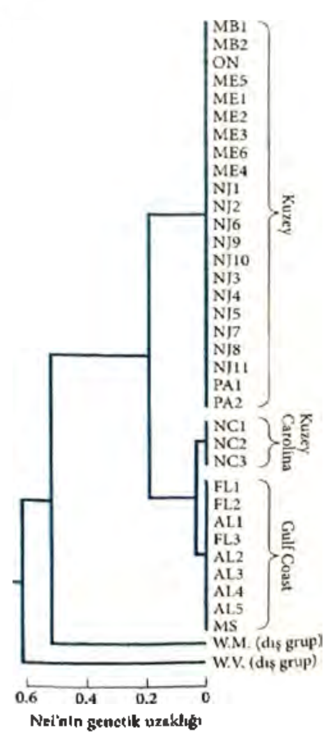
$$F_{ST} = \frac{V_q}{(\bar{q})(1-\bar{q})}$$

formüldeki $\bar{q}$, alellerden birinin ortalama sıklığını ve V_q ise bu sıklığın toplumlar arasındaki değişkeyi göstermektedir. Karşılaştırılabilir bir ölçü olan G_{ST} ise, bir lokustaki ikiden fazla alel için hesaplanabilir. F_{ST} ve G_{ST} nin her ikisi de 0 (toplumlar arasında çeşitlilik yoktur) ile 1 (toplumlardaki belirli aleller sabittir) arasında değerler alır.

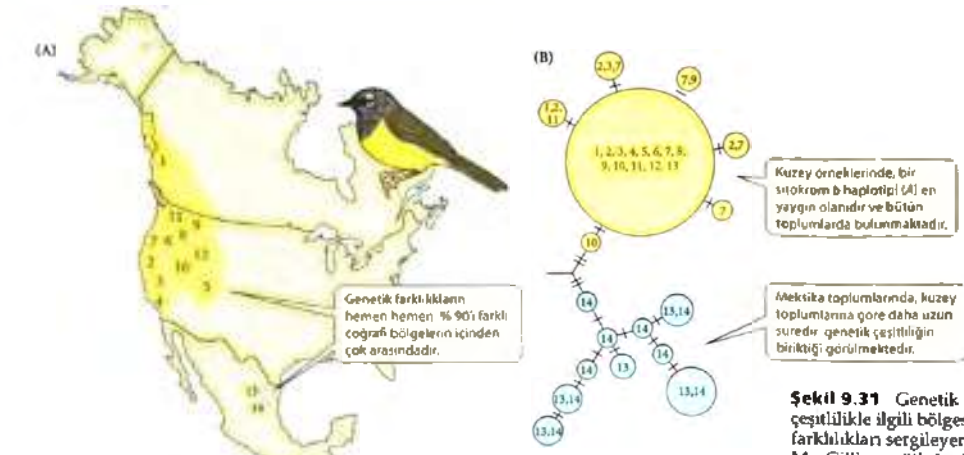
Armbruster vd. (1998) larvaları sadece bir sinekkapan bitkisinin su-tutan yaprakları arasında gelişen sivrisinek türü *Wyeomiya smithii* örneklerinde, beş allozim lokusunun ortalamasıyla ilgili G_{ST} hesaplamasını yaptı. Örnekler geçmişteki Pleistosen buzullarıyla kaplanmış olan Kuzey Amerika'nın güney kısımlarından (New Jersey, North Carolina ve Gulf Coast) ve kuzeydeki lokalitelerden (Manitoba, Ontario Maine ve Pensilvanya) alındı. Güney ve kuzey bölgelerinin her ikisinde de, uzaklığa bağlı yalıtıma uygun olarak, daha uzaktaki toplumlarda alel sıklığı değişikliği daha fazla (örneğin daha büyük G_{ST}) görüldü. (Şekil 9.30A). Fakat aralarındaki uzaklıklar dikkate alındığında kuzey toplumları, güneyli olanlardan daha fazla genetik benzerlik gösterdi. Bunun en olası açıklaması, türün önceden buzul kaplı bölgelere yerleşmesi nedeniyle, kuzey toplumlarının önemli düzeyde farklılaşabilmek için yeterli zamanı bulamadığıdır.

İki toplum arasındaki genetik farklılığı hesaplamanın diğer yolu, alel sıklıklarını içeren veriler üzerinde, iki toplumdaki gen kopyalarının ne olasılıkla farklı aleller





Şekil 9.30 Kuzey Amerikan sinekkapan bitkisi-sivrisineği *Wyeomiya smithii* toplumları arasındaki genetik farklılıklar. (A) Güney (kırmızı noktalar) ve kuzey (yeşil noktalar) örneklemleri arasında, yer uzaklıklarına ilişkin beşten fazla lokusun ortalamasının alındığı, alel sıklığı farklarının bir ölçüsü G_{ST}. Her nokta iki farklı yerden alınan örneğin karşılaştırılmasını göstermektedir. (B) Nei'nin genetik uzaklık hesaplamasına göre elde edilen fenogram, genetik açıdan benzer olmayan toplumlar, benzer olanlara göre çizimin daha alt kısımlarında birleşmiştir. Kanada (MB, ON), Maine (ME), New Jersey (NJ) ve Pennsylvania (PA) *Wyeomya* toplumları arasındaki benzerlik, North Carolina (NC) ve Gulf Coast (FL, AL, MS) bölgelerindeki toplumların birbirine olan benzerliğinden daha fazladır. W.M ve W. V. birbirine yakın *Wyeomya* türleridir (Armbruster vd. 1998'den uyarlanmıştır).



Şekil 9.31 Genetik çeşitlilikle ilgili bölgesel farklılıkları sergileyen MacGillivray ötleğeninde mitokondrial DNA'daki coğrafi çeşitlilik. (A) Amerika Birleşik Devletleri ve Kanada (1-12) ile Meksika'da (13, 14) örnek alınan yerler. (B) 17 sitokrom *b* haplotipinin yer aldığı bir evrimsel ağaç. Haplotiplerin her biri bulundukları yerlere göre numaralı daireler ile gösterilmiştir. Her haplotip dairesinin büyüklüğü, toplam sıklığıyla orantılıdır. Haplotipler birbirine dizi benzerliklerine göre bağlanmıştır, bağlanmaları kesen çizgiler tek nükleotid farklılığını temsil etmektedir. Dalların uçlarında yer alan bazı haplotipler, örneklemedeki diğer haplotiplerin atalarıdır. Haplotipler arası çeşitlilik ve dizi farklılığı Meksika örneklerinde Kuzey Amerika'nın kuzey kısımlarındakilerden daha fazladır (Mila vd. 2000'den uyarlanmıştır).

olacağını hesaplayan Nei'nin **genetik uzaklık** indeksidir (Nei 1987). *Bu indekste çoğunlukla toplumlar (ya da) türler arasındaki ilgili farklılığı (ya da benzerliği) gösteren bir "kümeleme işlemi" uygulanarak oluşturulan çizimler **(fenogramlar)** kullanılmaktadır. Örneğin böyle bir çizim, sinekkapan bitkisindeki sivrisineklerin kuzey toplumlarındaki benzerlikleri ile North Carolina ve Gulf Coast toplumlarının karşılaştırılmasında kullanılabilir (Şekil 9.30B). Fenogramlar, filogenetik ağaçlara benzerler fakat sadece toplumlar ya da türler arasındaki ayrılma oranı sabitse bir filogeniyi temsil ederler.

DNA dizileri toplumlar arasındaki alel sıklığı değişiklikleri hakkında bilgi sağlamaktan başka, toplumların geçmişi hakkında bilgi verebilen aleller arasındaki soyağacı (filogenetik) yakınlığını da aydınlatmaktadır (bkz. 2 ve 6. Bölümler). Örneğin Kuzey Amerika'nın ılıman olan batısında bulunan, MacGillivray ötleğeni (*Oporornis tolmiei*) toplumlarının hepsinde, mitokondrial sitokrom *b* lokusundaki, aynı olan bir haplotip (*A*) yaygındır (Şekil 9.31 A,B). Bazı toplumlarda, haplotip *A*'dan tek mutasyonla farklı olan nadir varyantlar bulunmaktadır. Bunun tersine kuzey Meksika örnekleri, beş kadar mutasyonla birbirinden farklı olan, haplotip çeşiteri taşımaktadır (Şekil 9.31B). Bu durum Meksika toplumlarının uzun süre değişmediklerini, bu nedenle de genetik çeşitliliğin giderek toplumda biriktiğini götermektedir. Diğer taraftan Kuzey Amerikan toplumları, muhtemelen yakın zamanda (buzul çağı sonunda) *A* haplotipini taşıyan ve burada üreyen birkaç öncüden kökenlenmektedir. Nadir haplotipler, yakın zamanda haplotip *A*'dan yeni mutasyonlarla meydana gelmiştir (Mila vd. 2000).

Meksika'daki hemen bütün MacGillivray ötleğenleri, ılıman Kuzey Amerika'dakilerden farklı haplotiplere sahiptir, yani genetik çeşitliğin %90'ı iki bölge arasında ve sadece %10'u toplum içindedir. İnsan toplumlarını karşılaştırdığımızda, nerdeyse tamamen bunu tersi bir durum ortaya çıkmaktadır.

İnsanlardaki coğrafi çeşitlilik

İNSAN "IRKLARI." *Homo sapiens* tek bir biyolojik türdür. İnsan toplumları arasında bazen kırılabilen kültürel engeller bulunsa da, esas olarak çiftleşmeleri önleyen biyolojik bir engel yoktur. Örneğin Amerika Birleşik Devletleri'ndeki ırkçı engellere

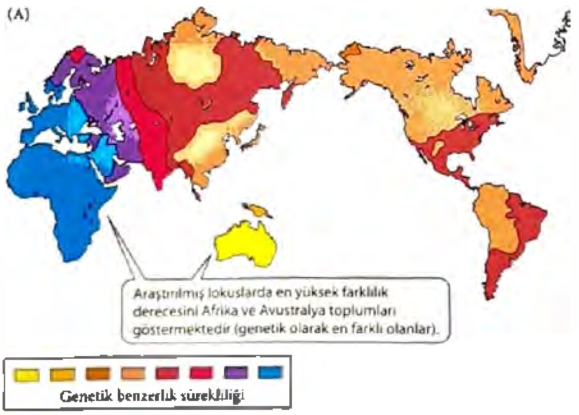
*Nei uzaklığı i alelinin 1. ve 2. toplumlardaki sıklıklarının p_{i1} ve p_{i2} olduğu $D = -log\left(\frac{\Sigma p_{i1} p_{i2}}{\sqrt{\Sigma p_{i1} p_{i2}}}\right)$ formülüyle hesaplanır.

karşın, Avrupa toplumlarında oldukça bol bulunan ve Afrika toplumlarında pek bulunmadığı bilinen bir kan grubu alelinin (Fy^a) Detroit ve Michigan'ın Amerikalı zencilerdeki sıklığı 0.11 olarak hesaplanmıştır. Buna göre zenci toplumdaki genlerin %26 sı, her kuşakta % 1 olan gen akışı oranıyla (m) beyaz toplumdan gelmiştir (Cavalli-Sforza ve Bodmer 1971).

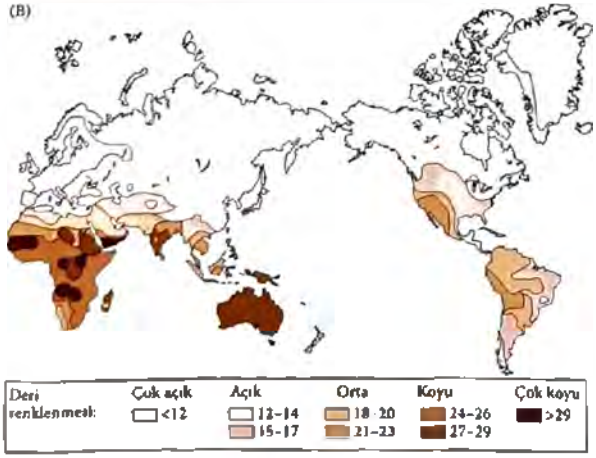
İnsanlardaki deri rengi, saç tipi, kesici dişlerin biçimi ve boy gibi fiziksel özellikler coğrafi değişkenlik göstermektedir, bunlar birçok yazar tarafından birçok yerde 3'ten 60'a kadar değişen sayıda "ırkı" tanımlamada kullanılmıştır. Irkların sayısı keyfidir, varsayılan her ırk, belirsiz sayıda farklı toplumlara bölünebilir. Örneğin Afrikalılar arasında yer alan Kongo pigmeleri en kısa insanlardır, Masai'ler ise en uzun insanlar arasında bulunmaktadır. Venezuela'nın Yanomama kabilesine ait köyler arasındaki allozim alel sıklığı çeşitliliği (F_{ST} = 0.077) Mongoloid, Negroid ve Kafkasoid "ırklar"daki (F_{ST} = 0.069) kadar yüksektir (Hartl ve Clark 1989). Proteinler ve diğer moleküler genetik belirteçlerle belirlenmekle birlikte insan toplumları arasındaki genetik çeşitliliğin genel biçimi, geleneksel olarak bilinen ırk bölünmelerinde görüldüğünden oldukça farklıdır (Şekil 9.32). İnsan toplumları arasındaki genetik farklılıklar sadece alel sıklığı değişikliklerini içermektedir: bilinen hiçbir lokus için, bir ırkta ya da yerel toplumda farklı aleller sabitlenmiş değildir (Cavalli-Sforza vd. 1994). Allozim çeşitliliği konusunda daha önce yapılmış olan çalışmalar, insan türündeki genetik çeşitliliğin %85'inin toplum içindeki bireyler arasında ve sadece %8 kadarının büyük "ırk" grupları arasında olduğunu göstermiştir (Nei ve Roychoudhury 1982). Dolayısıyla, Doğu Afrika'daki Kikuyular hariç yeryüzünde bütün herkes yok olsa bile, yeniden yapılanan türde insana ait çeşitliliğin %85'i hala var olacaktır (Lewontin vd. 1984). Daha sonraları, 52 yerli toplumundan 377 mikrosatellit lokusu üzerinde yapılan analizler son derece ilginç sonuçlar vermiştir: aynı toplumun üyeleri arasındaki farklılıklar genetik çeşitliliğin %93-95'ini oluştururken, toplumlar arasındaki farklılıklar ise sadece %5 kadardır (Rosenberg vd. 2002). Toplumlar arasındaki küçük alel sıklığı değişikliklerine bağlı olarak beş büyük coğrafi alan şu şekilde ayırt edilebilir: sub-Sahra Afrikası, Avrupa ve Orta Asya, Doğu Asya, Okyanusya, yerli Amerika (Avustralya yerlileri bu çalışmaya dahil edilmemiştir).

İnsan toplumları arasındaki çok büyük genetik benzerlikleri göz önüne aldığımızda, birçok özelliğin "ırklar" olarak adlandırılan düzeydeki çeşitliliğini kabul etmenin çok fazla anlamı yoktur, zaten birçok insan genetikçisi de insan ırkları kavramını bilimsel olarak da doğrulamazlar. Diğer taraftan bu durum bazı lokusların güçlü bir coğrafi çeşitlilik eğilimi gösterdiğini yalanlamak an-

(A)



(B)



Şekil 9.32 (A) Birçok enzim ve kan grubu lokusu esas alınarak dünyadaki insan toplumlarının sekiz genetik benzerlik sınıfına ayrılması. Anahtarda tanımlanan sekiz sınıf artan farklılık sırasına göre dizilmiştir. (B) Pigmentasyon yoğunluğuna göre sekiz sınıfa ayrılmış deri renginin coğrafi dağılımı. İki harita arasındaki bazı önemli farklılıklar açıkça görülmektedir (Cavalli-Sforza vd. 1994'den uyarlanmıştır).

lamına da gelmez; örneğin orak hücreli hemoglobin alleli Afrika'nın bazı kısımlarında çok yaygındır, kistik fibroz mutasyonlarının en yaygın olduğu yerse kuzey Avrupa'dır.

BİLİŞSEL YETENEKLERDEKİ ÇEŞİTLİLİK Evrimsel biyolojide hiçbir konu, insan davranış özelliklerinin evrim ve genetiğiyle ilgili olan, örneğin zeka olarak tanımlanan özelliklerdeki kadar tartışmalı değildir. Bu yeteneklerin evrim geçirdiği bundan dolayı da genetik bir temele sahip olduğu bilinmekle birlikte, özellikle sosyal durumlar ve öğrenmenin çok önemli olan etkileri dikkate alındığında, bu çeşitliliğin çoğunun ortaya çıkışı genetik kökenli olmayabilir. Örneğin gruplar arasındaki çoğu kültürel farklılıkların genetik temelli olmadığını hemen herkes kabul etmektedir, coğrafi olarak yakın insanlar arasındaki göze çarpan kültürel farklılıklar genetik olarak belirlenemez.

İnsandaki davranış özelliklerinin kalıtsallığını hesaplamak zordur, çünkü tıpkı genleri paylaşan aile bireyleri aynı zamanda ortak çevreyi de paylaşır (insanlar deneysel amaçla kullanılan farklı deney ortamlarında yetiştirilemez). Bu nedenle, evlat edinilmiş çocukları içeren araştırmalar kritik bir durum arz eder. Çeşitliliğin genetik bileşeni, birbirinden ayrı yerlerde yetişmiş ikizler ve diğer kardeşler arasındaki korelasyonla ya da evlat edinilmiş kişiler ile onların biyolojik anababaları arasındaki korelasyonla hesaplanmaktadır. Bu yöntemle ilgili farklı bir yaklaşımda, evlat edinilmiş çocuklarla bunları evlat edinen anababalar arasındaki korelasyon, aynı anababalar ile biyolojik çocukları arasındakiyle karşılaştırılır. Bu durumda anababalarla biyolojik çocukları arasındaki korelasyonun, çeşitlilik kalıtsal bir öğe içeriyorsa daha yüksek olması beklenir. Böyle araştırmalarda kalıtsallığın olduğundan daha büyük olarak hesaplanması riski bulunmaktadır, çünkü evlat edinme kurumları çoğunlukla çocukları kendi yakınlarınınkine benzer evlere (dini ve sosyoekonomik açıdan benzer olanlar gibi) vermektedir. Bazı yeni araştırmalar, böyle çevresel korelasyonları da ölçmeye çalışarak hesaba katmaktadır. İnsan genetik çalışmalarında, ikizler önemli bir rol oynamıştır çünkü çeşitlilik genetik bileşen içerdiğinden, tek yumurta ikizlerinin çift yumurta ikizlerinden daha fazla benzerlik göstermeleri beklenir. Çift yumurta ikizleri arasındaki genetik korelasyonun ikiz olmayan kardeşlerinkinden yüksek olması beklenemez.

Bir özelliğin genetik temelli olmasının, onun sabit ve değişmez olduğu anlamına gelmediğini akılda tutmak çok önemlidir (örneğin Şekil 9.26). Bu yüzden, bir kalıtsallık değeri, sadece hesaplamanın yapıldığı özgün çevredeki belirli bir toplum için geçerlidir ve diğer toplumlara güvenilir bir şekilde uygulanamaz. Aynı nedenle, toplumlar içindeki yüksek kalıtsal çeşitlilik, toplumlar arasındaki farklılığın genetik bir temele sahip olduğu anlamını taşımaz. Bir özellik toplum içinde yüksek bir kalıtsallık değerine sahip olabilir, fakat bu çevrenin etkisiyle değiştirilebilir. İkizlerle yapılan araştırmalar insan boy uzunluğundaki heritabilitenin 0.8 ya da daha fazla olduğunu belirtmektedir, fakat diğer taraftan bazı endüstri ülkelerinde, birkaç kuşak içinde beslenme ve diğer etmenlerdeki olumlu gelişmelerin etkisiyle ortalama boy uzunluğu artmıştır.

Bir özelliğin doğuştan mı yoksa çevresel etmenlerin etkisi sonucunda mı oluştuğu tartışması, nerdeyse bütün diğer konulardan daha fazla olarak zeka denilen bilişsel yeteneklerdeki çeşitliliği, daha açık tanımıyla IQ ("Zeka Düzeyi") farklılıklarını kapsamıştır. IQ ölçüleri, kültürel etkenlerden bağımsız olması beklenirken, beyaz, orta-sınıf bireyleri kollaması nedeniyle şiddetle eleştirilmiştir. IQ ölçme, sosyal açıdan kötüye kullanılmış, çirkin ve uzun bir tarihe sahiptir (Gould 1981). Hatta yakın tarihte bile bazı kişiler, özel bir eğitimle IQ'yu iyileştirmenin gerçekleşemeyeceğini çünkü onun çok kalıtsal olduğunu ileri sürdüler (Jensen 1973), ayrıca bazı kişiler Afrika kökenli Amerikalıların zeka düzeylerinin, Avrupa kökenli Amerikalılarınkinden genetik olarak daha düşük olduğunu öne sürdüler (Herrnstein ve Murray 1994). (Diğer tartışmalar için bkz. Fraser 1995; Fischer vd. 1996.)

Bilişsel yeteneklerin kalıtsallığı ile ilgili olarak ayrı yetiştirilmiş ikizler ve evlat edinilmeden yetiştirilmiş ikizler üzerinde yakın geçmişte yapılan araştırmalar, daha önceki araştırmalardaki birçok yanlışı düzeltmiştir; örneğin bu çalışmalar,

farklı ailelerde birbirinden ayrı olarak yetiştirilen ikizlerin aile çevrelerinin ben- zerliğini de göz önüne almıştır (Bouchard vd. 1990; Plomin; vd. 1997; McClearn vd. 1997). "Genel bilişsel yetenek" (IQ) önemli ölçüde kalıtsallık göstermektedir, şaşırtıcı bir şekilde kalıtsallık yaşla artmaktadır, bu değer çocukluk-erginlik çağı arasında yaklaşık 0.40-0.50 iken, erginlikten sonraki olgunluk ve yaşlılıkta 0.60'a doğru yükselir. Konuşulanı anlama, tasavvur etme, algılama hızı ve doğruluğu gibi bazı bilişsel yeteneklerin genetik bileşeni oldukça azdır ayrıca bunlar sadece kısmen birbiriyle ilişkilidir.

Oldukça kalıtsal olmasına karşın, eğitim ve iyileştirilmiş çevrenin, IQ değerlerini epeyce arttırdığına dair bol miktarda kanıt bulunmaktadır (Fraser 1995). Örneğin bir araştırmadaki, ortalama IQ değerleri, ebeveynleriyle kalan çocuklarda 107, farklı ev- lerde evlat edinilmiş çocuklarda 116, belli bir süre evlatlıktan sonra tekrar kendi biyo- lojik annelerine dönen çocuklarda ise sadece 101 olarak bulunmuştur (Tizard 1973).

Belki de IQ hakkındaki en kışkırtıcı soru "ırklar" arasındaki ortalama IQ değeri faklılığının, örneğin Avrupa ve Afrika kökenli Amerikalılar gibi bazı etnik grupla- rın ortalamaları arasındaki 15 puanlık (bir standart sapma) farklılığın genetik ne- denlere bağlanıp bağlanamayacağıdır. Gerçekte bütün kanıtlar, siyahlar ve beyaz- lar arasındaki ortalama farkın, içinde bulundukları çevrenin sosyal, ekonomik ve eğitim koşulları nedeniyle olduğunu göstermektedir (Nisbett 1995). Beyaz aileler tarafından evlat edinilmiş ya da beyaz çocuklarla aynı kurumun konutunda yetiş- miş zenci çocukları içeren araştırmalarda her iki "ırk" grubu da aynı IQ değerlerini almıştır. Bir çalışmada, bireylerin IQ değerleri ile, sıklığı Avrupa ve Afrika top- lumlarında farklılık gösteren çeşitli kan gruplarına ait alellerin karışım dereceleri arasında korelasyon hesaplanmıştır. IQ ve Avrupalı atalardan gelme derecesi ara- sındaki korelasyon nerdeyse sıfıra yakın bulunmuştur. Nihayet, II. Dünya Savaşı sırasında beyaz Amerikan asker babaya sahip olan Alman çocukların ortalama IQ değerleri, babaları siyah Amerikan olanlarınkiyle hemen hemen aynıdır.

Özet

1. Evrim bazı genotiplerin diğerleriyle değişimi sonucunda olur. Bundan dolayı evrim genetik çeşitlilik gerektirir.
2. Alel sıklığı ve genotip sıklığının tüm önemli kavramları, değiştiren etmenlerin yoklu- ğunda alel ve genotip sıklıklarının kuşaklar boyunca sabit kalacağını ve genotip sıklık- ları oranlarının p^2:$2pq$:q^2 olacağını açıklayan Hardy-Weinberg kuralına temel oluşturur.
3. Bir lokustaki alel sıklığı değişimlerine neden olan potansiyel nedenler, Hardy-Wein- berg dengesinden sapmaya neden olabilen etmenlerdir. Bu etmenler (*a*) çiftleşmelerin rastgele olmayışı; (*b*) alel sıklıklarında rastgele değişimlere neden olan (genetik sürük- lenme) sınırlı toplum büyüklüğü; (*c*) diğer toplumlarla gen alışverişi (gen akışı); (*d*) mutasyon; (*e*) genler ya da genotipler arasında üreme başarısında üstünlük sağlayan farklılıklardır (doğal seleksiyon).
4. Yakın çiftleşmesi (inbreeding), birbirine akrabalık açısından yakın olan bireylerin çiftle- şerek yavru vermesi sonucu meydana gelir. Yakın çiftleşmesi, homozigot genotiplerin sıklığını artırır ve heterozigotların sıklığını düşürür. Çoğu diploid toplum birçok lokus- ta nadir olarak bulunan zararlı aleller içerir, yakın çiftleşmesi, uyum başarısı (fitness) bileşenlerinde bir düşmeye neden olur (kendileşme çöküntüsü).
5. Çoğu türün toplumları, büyük miktarda genetik çeşitlilik içerir. Bu çeşitliliğe birçok lokusta yer alan ve genelde zararlı olan nadir aleller de dahildir. Aynı zamanda bu çeşitlilik birçok normal alelleri de içerir, kısacası enzim elektroforezinden anlaşıldığı üzere birçok lokus (belki bunların üçte biri) polimorfiktir. DNA dizisi düzeyinde analiz edildiğinde çoğu genin çeşitlilik gösterdiği ortaya çıkar.
6. Morfolojik, fizyolojik ve davranışsal özellikler dahil birçok fenotipik özellik poligenik çeşitlilik göstermektedir.
7. Bir toplumda aynı ya da farklı özellikleri etkileyen, farklı lokuslardaki aleller bazen rast- gele olmayan bir şekilde birbiriyle ilişkilidir, bu durum bağlantı dengesizliği adını alır.
8. Çoğu fenotipik özellikteki çeşitlilik, hem genetik hem de genetik olmayan ("çevresel") bileşenler içerir. Genetik çeşitliliğin (genetik değişke) fenotipik değişkedeki miktarı, özelliğin kalıtsallığıdır. Genetik değişke ve kalıtsallık, çaprazlama deneyleri ve yapay seçilimle hesaplanabilir. Çoğu özellik genetik olarak çeşitlilik göstermektedir ve olduk- ça hızlı bir şekilde evrimleşebilir.

9. Toplumlar arasındaki bazı genetik farklılıklar uyumsaldır.
10. Bir türün değişik toplumları arasında alel sıklıkları biçiminde görülen genetik farklılıklar aynı zamanda toplum içinde polimorfizm gösterebilir. Doğal seçilim ya da genetik sürüklenme karşı koymadığı sürece, toplumlar arasındaki gen alışverişi bu toplumları tektürlü (homojen) yapar.
11. Alel sıklığı farklılığındaki biçimler ve alellerin ya da haplotiplerin filogenisi coğrafi değişkenliğe neden olan olayların geçmişini anlamamıza ışık tutar.

Terimler ve Kavramlar

alel çeşitliliği (polimorfizm)
alel sıklığı
alozim
alttür
anasal etki
aritmetik ortalama
aynı yurtlu (simpatrik)
ayrı alelilik (heterozigotluk)
ayrı yurtlu (allopatrik)
bağlantı dengesi, dengesizliği
birikimsel etkiler (alelere ait)
coğrafi değişkenlik, coğrafi çeşitlilik
çevresel değişke
çok genli çeşitlilik
değişke (varyans)
dereceli coğrafi değişim (klin)
ekotip
elektroforez
fenogram
gen akışı
genetik değişke
genetik sürüklenme
genetik uzaklık
genotip sıklığı
genotip × çevre etkileşimi
gizli genetik çeşitlilik
göç
Hardy-Weinberg dengesi
kalıtsallık
karşı-durum çeşitliliği
kendileşme çöküntüsü
kendileşme katsayısı
kendini dölleme (self fertilization)
komşu yurtlu (parapatrik)
melez bölgesi
monomorfizm
nicel çeşitlilik
normal dağılım
ortak bahçe
öldürücü alel
özelliklerin yer değiştirmesi
panmiktik
standart sapma
tepkime normu
türemeyle özdeşlik
uzaklığa bağlı yalıtım
yakın çiftleşmesi
yapay seçilim

İleri Okuma Önerileri

Çeşitliliğin çalışılması, zengin bir geçmişe dayanır ve bu zengin geçmiş evrimsel biyolojiye önemli katkıları sağlayan kişiler tarafından, aşağıda verilen üç büyük eserde özetlenmiştir. Theodosius Dobzhansky'nin *Genetics of the evolutionary process* (Columbia University Press, New York, 1970) ve bunun öncüllerinden sayılan çeşitli versiyonlara sahip *Genetics and the origin of species* adlı kitap, evrim üzerine yazılmış, toplum genetiği açısından da en güzel ve en önemli olan kitaplar arasındadır. Ernst Mayr'ın *Animal species and evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1963) coğrafi değişkenlik ve hayvan türleri ile ilgili zengin bir içeriği olan ayrıca türleşme ve diğer evrimsel kavramlar hakkında önemli yorumları kapsayan, evrim üzerine yazılmış bir yapıttır. Richard C. Lewontin'in *The genetic basis of evolutionary change* (Columbia University Press, New York, 1974), klasik metodlar ve elektroforez yönleriyle genetik çeşitliliğin kavramsal bir çözümlemesini sunmaktadır.

Çeşitlilikle ilgili konuların çağdaş ve mükemmel bir şekilde ele alındığı diğer bazı eserler aşağıdakileri içermektedir; *Principles of population genetics* D. L. Hartl ve A. G. Clark (Third Edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997) birinci bölümüne ve sonraki dört bölümde geniş olarak çeşitlilik işlenmektedir. *Molecular markers, natural history, and evolution* J. C. Avise (Second Edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004), çiftleşme modelleri, tür içi akrabalık ve soy ağacı, türleşme, melezleşme, filogeni, ve koruma gibi konularla ilgili moleküler çeşitlilik çalışmalarının çeşitli yönleri olağanüstü bir şekilde ele alınmaktadır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Bir çekirge türündeki enzim çeşitliliğiyle ilgili elektroforez çalışmasında, 120 birey içeren bir örneklem içinde, 62 A_1A_1, 49 A_1A_2 ve 9 A_2A_2 birey saptadınız. $p = 0.72$, $q = 0.28$ (p ve q A_1 ve A_2 alellerinin sıklıklarıdır) ve genotip sıklıkları da A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 için

sınısıyla yaklaşık 0.51, 0.41 ve 0.08 olsun. Buna göre, genotip sıklıklarının Hardy-Weinberg dengesinde olduğunu gösteriniz.

2. Bu çekirge türünün farklı bir toplumundan yapılan bir örneklemede, bu lokusta dört alel saptadınız. A_1, A_2, A_3 ve A_4 alellerinin sıklıkları $p_1 = 0.50$, $p_2 = 0.30$, $p_3 = 0.15$ ve $p_4 = 0.05$'dir. Hardy-Weinberg dengesinin var olduğunu farz edersek, mümkün olan 10 genotipin beklenen oranlarını (örneğin $A_2A_3 = 0.09$ olmalı) hesaplayınız. Heterozigotların, toplumun %63.9'ünü oluşturduğunu gösteriniz. 100 bireyden oluşan bir örneklemde A_4 alelini içeren heterozigotların beklenen sayısı nedir? A_4A_4 homozigotlarının beklenen sayısı nedir?

3. Gece kelebeği, *Biston betularia*'da siyah bireyler aynı alelli (A_1A_1) ya da ayrı alelli (A_1A_2) olabilirken, soluk gri kelebekler homozigottur (A_2A_2). Bir yerden yaptığınız bir örneklemede elde edilen 250 kelebekten 108'i siyah, ve 142'sinin gri olduğunu varsayalım. (*a*) Hangi alel baskındır? (*b*) Lokusun Hardy-Weinberg dengesinde olduğunu varsayarsak, alel sıklıkları ne olur? (*c*) Bu varsayıma dayanarak, örneklemdeki ayrı alelli bireylerin oranı nedir? Ayrı alellilerin sayısı nedir? (*d*) Aynı varsayım altında, siyah kelebeklerden ayrı alelli olanların oranı nedir? (Cevap: yaklaşık 0.85) (*e*) Yukarıdaki *b-d* kısımlarını yanıtlamak için, Hardy-Weinberg genotip sıklıkları varsayımı niçin gereklidir? (*f*) Diğer bir bölgeden 287 siyah ve 23 gri kelebek içeren bir örneklem için de yukarıdaki tüm soruları yanıtlayınız.

4. Deneysel bir *Drosophila* toplumunda, erkek ve çiftleşmemiş dişilerden oluşan bir örneklemde 66 A_1A_1, 86 A_1A_2 ve 28 A_2A_2 sinek bulunmaktadır. Genotipler iki cinsiyette de eşittir ve göz rengine göre ayırt edilebilmektedir. Alel ve genotip sıklıklarını, lokusun Hardy-Weinberg dengesinde olup olmadığını belirleyiniz. Şimdi A_1A_1 sineklerinin yarısını dikkate almayalım ve örneklemde geri kalanların çiftleştiğini varsayalım. Sineklerin rastgele çiftleştiğini varsayarsak bunların yavrularındaki genotip sıklıkları ne olacaktır? (İpucu: A_2A_2, yaklaşık 0.23 olmalıdır). Şimdi A_1A_1 yerine, A_1A_2 sineklerin yarısını dikkate almayalım. Gelecek nesilde alel ve genotip sıklıkları ne olacaktır? Buradaki sonuç niye bu kadar farklıdır?

5. Bir çam ağacı türüyle yapılan elektroforez çalışmasında her biri iki alele sahip (A_1, A_2 ve B_1, B_2), genetik olarak farklı iki enzimin, ayrı alelli ve aynı alelli bireyleri saptayabiliyorsunuz. Bir doğal toplumdan elde edilen örneklemde, genotipler aşağıda verilen sayılardadır.: 8 $A_1A_1B_1B_1$, 19 $A_1A_2B_1B_1$, 10 $A_2A_2B_1B_1$, 42 $A_1A_1B_1B_2$, 83 $A_1A_2B_1B_2$, 44 $A_2A_2B_1B_2$, 48 $A_1A_1B_2B_2$, 97 $A_1A_2B_2B_2$, 49 $A_2A_2B_2B_2$. (*a*) A_1 ve A_2 (p_A, q_A) ile B_1 ve B_2 (p_B, q_B) alellerinin sıklıklarını bulunuz (*b*) *A* Lokusunun Hardy-Weinberg dengesinde olup olmadığını bulunuz. Aynı işlemi *B* lokusu içinde yapınız. (c) Bağlantı dengesi olduğunu *varsayınız*, her bir dokuz genotipin beklenen sıklıklarını bulunuz. (İpucu: $A_1A_1B_1B_2$ beklenen sıklığı 0.106'dır.) (*d*) Yukarıdaki *c* kısmını dikkate alarak, örneklemdeki her bir genotipin beklenen *sayılarını* hesaplayınız ve lokusların gerçekte bağlantı dengesinde olup olmadığını belirleyiniz. (*e*) Bu hesaplamalara göre lokusların bağlantılı olup olmadığını söyleyebilirmisiniz?

6. Yakın bir zamana kadar çoğu toplum genetikçisi, nadir ölümcül mutasyonlar hariç, toplumların genetik olarak tekdüze olduğuna inanıyordu. Şimdi ise birçok toplumun genetik açıdan çok çeşitlilik gösterdiğini biliyoruz. Evrim süreçleri açısından bu görüşlerin taşıdığı anlamları karşılaştırınız.

7. Farklı özellikler bir türün coğrafi toplumları arasında, az çok birbirinden bağımsız olarak değişebilmekte (örneğin sıçan yılanı Şekil 9.24), ya da birbiriyle uyumlu çeşitlilik gösterebilmektedir (örneğin ağaçkakanlar, Şekil 9.23). Bu farklı durumlardan sorumlu olan süreçleri açıklayınız.

8. İki alelin birikimsel olarak, bir özellikteki çeşitliliği, örneğin parmak uzunluğunu etkilediğini varsayalım. Aşağıdaki iki durumda, aynı alel sıklıklarına sahip iki toplumu karşılaştırınız: birinde rastgele çiftleşme varken ($F = 0$), diğerinde yakın çiftleşmesi görülsün ($F = 0.25$ olabilir). Parmak uzunluğundaki değişkenin, yakın çiftleşmesi görülen toplumda niye daha *fazla* olduğunu açıklayınız. Yakın çiftleşmesi görülen toplumdaki değişkenin panmiktik topluma göre oranını matematiksel olarak ifade etmeye çalışınız.

9. Çeşitli araştırmacıların gösterdiğine göre, çingene güveleri (*Lymantria dispar*) daha besleyici yapraklar üzerinde yetiştirildiğinde bırakılan yumurtalardan çıkan larvalar, daha az besleyici yapraklarda beslenenlerin yumurtalarından çıkanlardan daha büyüktür. Bu gözlemleri açıklayan üç hipotez ortaya atınız, geçerli olanı belirleyecek deneyleri açıklayınız.

10

Genetik Sürüklenme: Rastlantılar Yoluyla Evrim



Salyangozlarda polimorfizm. Avrupa'aki kara salyangozu *Cepaea nemoralis* toplumları kabuklarının rengi ve kabuklarındaki koyu bantların rengi ve sayısı bakımından genetik olarak polimorfiktir. Kapsamlı araştırmalar bu özellikleri belirleyen alellerin sıklığını hem genetik sürüklenme hem de doğal seçilimin etkilediğini göstermektedir. (Foto © D. McIntyre).

Bilimle uğraşan bir kişinin öğrenmesi gereken ilk ve en önemli derslerden birisi, pek çok kelimenin bilimsel bir metinde günlük konuşmadaki anlamından çok daha farklı anlamlara gelebildiğini bilmektir. "Şans" kelimesi buna iyi bir örnektir. Bilim insanı olmayan pek çok kişi, evrimin "şans" sonucu meydana geldiğini düşünür. Söylemek istedikleri evrimin bir hedefi ya da amacı olmadan meydana geldiğidir. Aynı şekilde, doğadaki her şey—kimyasal tepkimeler, hava olayları, gezegen hareketleri, depremler— bir rastlantı sonucu olurlar; bu olayların hiç birinin belirli bir amacı yoktur. Aslında, bilim insanları amacın insan düşüncesine özgü olduğunu düşünür ve herhangi bir doğa olayının amaçlı olduğunu düşünmezler. Ayrıca bilim insanları kimyasal reaksiyonlara ya da gezegen hareketlerine de "şans" olayları olarak bakmazlar—bilimde "şans" çok farklı bir anlama gelir.

"Şans" kelimesi, anlam olarak karmaşık felsefi bir konudur. Bununla birlikte, fiziksel nedenler birkaç sonuçtan birine yol açıyorsa, ancak hangi sonucun hangi durumlarda olacağı önceden tahmin edilemiyorsa o zaman bilim insanları "şans" ya da **rastlantı** kelimesini kullanır. Bununla birlikte, bir sonucun

ya da diğerinin *olasılığını* ve buna bağlı olarak *görülüş sıklığını* belirtebiliriz. Örneğin, bir bireyin doğacak çocuğunun cinsiyetini önceden bilmememize karşın 0.5 olasılıkla kız olabileceğini büyük bir kesinlikle söyleyebiliriz.

Hemen hemen tüm olaylar eş zamanlı olarak hem şans (kestirilemeyen, rastlantı) faktöründen hem de rastlantıya bağlı olmayan (kestirilebilen) etmenlerden etkilenebilir. Örneğin, herhangi birimiz diğer sürücülerin tahmin edilemeyen bir davranışından dolayı bir araba kazası geçirmiş olabiliriz; ancak alkol aldıktan sonra araba kullanırsak büyük olasılıkla kaza yapabiliriz. Evrimde de olaylar böyledir. Bir sonraki bölümde göreceğimiz gibi, doğal seçilim rastgele olmayan bir olaydır. Ancak aynı zamanda, evrim sürecinde mutasyon ve alellerin ya da haplotiplerin sıklıklarında rastgele dalgalanmaların (rastgele genetik sürüklenme işlemi) yer aldığı, rastlantıya bağlı önemli olaylar da vardır.

Genetik sürüklenme ve doğal seçilim toplumlarda bir alelin yerine diğerinin geçmesinin (yani evrimsel değişimin) en önemli iki nedenidir. Genetik sürüklenme doğal toplumların tümünde meydana gelir. Çünkü Hardy-Weinberg dengesini sağlayan ideal toplumlardan farklı olarak, doğal toplumların büyüklüğü sınırlıdır. Alel sıklıklarındaki rastgele dalgalanmalar eski alellerin yenileriyle yer değiştirmesine neden olabilir ve sonucunda da **uyumsal olmayan** evrim gerçekleşir. Yani doğal seçilim uyarlanmaya neden olurken genetik sürüklenme uyarlanmaya neden olmaz ve bu nedenle de genetik sürüklenme canlıların üreme ve yaşamasını sağlayan anatomik, fizyolojik ve davranışsal özelliklerden sorumlu değildir. Genetik sürüklenme, yine de, özellikle moleküler genetik düzeyinde çok önemli sonuçlara sahiptir: türler arasında DNA dizisi farklılıklarının çoğunun nedeni genetik sürüklenmedir.

Tüm toplumlar sınırlı olduğundan, tüm lokuslardaki aleller potansiyel olarak rastgele genetik sürüklenmeye maruz kalır. Ancak hepsi doğal seçilimden etkilenmez. Hem bu nedenden, hem de genetik sürüklenmenin beklenen etkilerinin büyük doğrulukla matematiksel olarak belirlenebilmesinden dolayı, evrim genetiği çalışan bilim insanları doğal seçilim ya da bazı diğer faktörler için pozitif bir delil olmadıkça evrimsel bir düşünceye açıklık getirmek için genetik sürüklenmeyi "sıfır (null) hipotezi" olarak kullanır. Bu bakış açısı istatistikteki "sıfır hipotezi" ile paraleldir. İstatistikteki "sıfır hipotezi" tek başına şans sonucu gözlemle ya da deneylerle elde edilen verinin beklenenlerden farklı olmadığı hipotezidir.* Bu görüşe göre, doğal seçilim için kanıt olmadıkça bir özelliğin ya da toplumlar ya da türler arasındaki bir farkın uyumsal olduğu ya da doğal seçilimle evrimleştiği şeklinde bir sonuca varmamalıyız.

Genetik sürüklenme kuramının büyük bir kısmı Sewall Wright isimli Amerikalı genetikçi tarafından 1930'lu yıllarda ve sonra Motoo Kimura isimli Japon genetikçi tarafından 1950'li yılların başlarında geliştirilmiştir. Bu kuram biyoloji alanındaki en çok geliştirilmiş matematik modellerden bazılarını içerir. (Ancak korkmayın! Matematiksel hesapların hemen hemen tümünü konu dışında tutacağız.) Önce kuramı inceleyeceğiz ve sonra kuramın gerçek canlılardan elde edilen verileri nasıl açıkladığını göreceğiz. Genetik sürüklenme kuramı üzerindeki tartışmalarda üreme başarısının (uyum başarısı) *ortalamadan* farklı olmayan (ya da çok az farklı olan) kendi kendine çoğalan varlıkların iki ya da daha fazla çeşidinin gen sıklıklarındaki rastgele dalgalanmaları tanımlayacağız. Kuram kromozomlar, eşeysiz çoğalan genotipler ve hatta türler gibi kendi kendini eşleyen başka herhangi bir varlığa bile uygulanır.

Genetik Sürüklenme Kuramı

Örnekleme hatası olarak genetik sürüklenme

Şansın alel sıklıklarını nasıl etkilediği kolayca anlaşılabilir. Örneğin, bireylerin hepsinin A_1 olduğu büyük bir toplumda tek bir mutasyon olduğunu düşünelim, örneğin A_2. Eğer toplum büyüklüğü sabit kalırsa, eşleşen her bir çift üreme çağına geldiğinde hayatta kalabilen ortalama iki yavru bırakır. Tek $A_1A_1 \times A_1A_2$ eş çiftinden (A_2'nin sadece bir kopyası olduğu için) hayatta kalan yavrulardan birinin A_1A_1

* Örneğin, birkaç farklı insanın boylarını ölçersek, sıfır hipotezi gözlenen değerlerin rastgele örneklemeden dolayı başka bir değerden farklı olduğu ve örneklerin alındığı toplumların parametrik ortalamalarının farklı olmadığıdır. İstatistiksel bir test, t-testi ya da varyans analizi gibi, sıfır hipotezinin reddedilip edilmeyeceğini göstermek için yapılır. Eğer örnekler tek bir toplumdan rastgele alınmış ise ve örnek ortalamaları beklenen değerden farklı ise sıfır hipotezi reddedilecektir.

olma olasılığı ½ dir; bu nedenle hayatta kalan iki yavrunun her ikisinin de A_1A_1 olma olasılığı ½ × ½ = ¼ olacaktır—ki bu aynı zamanda A_2 alelinin toplumdan çabucak elenme olasılığıdır. Eşleşen çiftlerin hayatta kalan yavrularının sayısının (0, 1, 2, 3...) ortalama civarında rastgele değiştiğini varsayabiliriz. O durumda, toplum genetikçilerinin ilklerinden olan Ronald Fisher'in hesapladığı gibi, A_2 alelinin kaybolma olasılığı tüm toplum genelinde 0.386'dır. Ronald Fisher hesaplamayı 127 kuşak boyunca yaptı ve A_2 alelinin birikici kaybolma olasılığını 0.985 olarak hesapladı. Onun bulduğu bu olasılık, eğer yeni bir mutasyon zayıf bir yarar sağlasa da nadir olduğu sürece sadece şansa bağlı olarak kaybolma olasılığından çok farklı değildir.

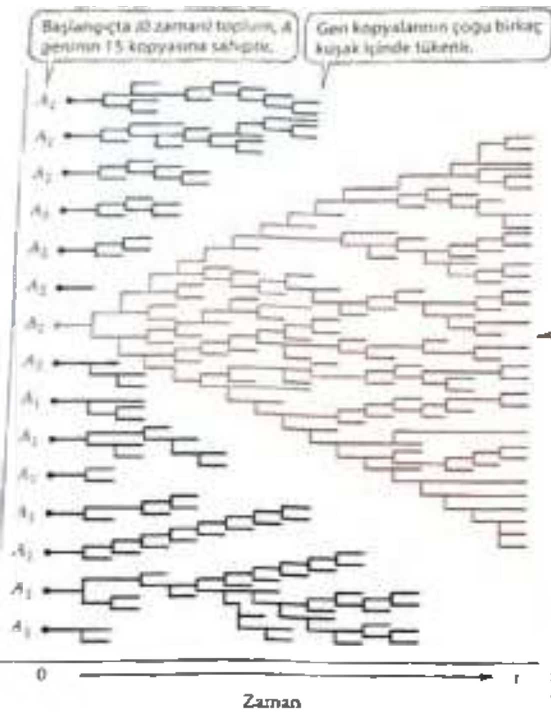
Bu örnekte, A_2 alelinin bir ya da birkaç kopyası zigotu oluşturmak için birleşen eşey hücrelerinde şans sonucu olmayacağından ya da üreme yaşına kadar yaşayabilen yavrularda A_2 aleli taşınmayacağından dolayı, bir alelin sıklığı (bu örnekte sıfıra çok yakın bir değerden sıfıra) değişebilir. Herhangi bir kuşağın sahip olduğu genler, ister yeni oluşmuş zigotlarda isterse üremek için hayatta kalan yavrularda olsun, bir önceki kuşak tarafından taşınan genlerin bir örneklemidir. Herhangi bir örneklem rastgele çeşitliliğe ya da **örnekleme hatasına** maruz kalır. Diğer bir deyişle, bir örneklemdeki farklı tiplerde olan birimlerin oranları (ki bu örneklemde A_1 ve A_2 alelleri) şans sonucu, örneğin alındığı ana gruptaki oranlardan büyük olasılıkla farklı olacaktır.

Örneğin kara salyangozlarının (*Cepaea nemoralis;* bu bölümün başındaki resme bakınız) bir toplumunu düşünelim, bu salyangozların (konunun amacına uygun olarak) yavruları kesinlikle analarının sarı ya da kahverengi renklerini kalıtırlar. Her bir renkten 50 salyangozun ineklerin otladığı çayırlarda yaşadığını varsayalım (Sarı salyongozların oranı $p = 0.50$'dir.) Eğer 2 sarı ve 4 kahverengi salyangoz inekler tarafından üzerlerine basılarak ezilirse, $p = 0.511$'e değişecektir. Salyangozların renginin inekler tarafından ezilme şansını etkilemesi imkansız olduğundan, değişim hemen tersine de çevrilebilir. Gerçekten, başka bir çayırlık alanda ya da aynı çayırda bir kuşak sonrasında şans tersine dönebilir. Bu rastgele süreçte, sarı salyangozların oranındaki artma ya da azalma oranı her bir kuşakta eşittir. Bu nedenle oran dalgalanacaktır. Ancak bir kuşaktaki örneğin %1'lik bir artış sonraki kuşakta eşit düzeyde azalmayla dengelenecek diye bir şey yoktur, aslında bu süreç rastgele olduğundan, öyle olması da çok olanaklı değildir. Bu nedenle, sarı salyangozların toplumdaki oranı zaman sürecinde iniş-çıkışlar yaparak değişecek ve en sonunda iki olası sondan birisine (ya 0'a ya da 1.0'e) ulaşacaktır. Eğer toplum örneğin %80 kahverengi ve %20 sarı salyangozlardan oluşuyorsa, sarıların oranının 0'a doğru sapması %100'e sapmasından daha olasıdır ve bu oldukça akla yatkın görünüyor. Aslında sarıların toplumdan kaybolma olasılığı tam olarak 0.20'dir. Tam tersine, kahverengilerin %100'e ulaşma olasılığı, yani **kalıtsal sabitlenme (fiksasyon)** olasılığı, 0.80'dir.

Geçmişte birleşme (Coalescence)

Rastgele genetik sürüklenme öyle önemlidir ki, bu düşünceyi geliştirmek için iki yol izleyeceğiz. Şekil 10.1 gen bağlantılarının kuramsal, ancak gerçekçi bir tarihçesini göstermektedir. İlk olarak şeklin genlerden ziyade bakteriler gibi eşeysiz canlıların soyhatlarını ifade ettiğini düşünelim. Kendi deneyimlerimizden biliyoruz ki anababalarımız ya da büyük anababalarımızın tüm üyelerinin eşit sayıda çocuğu olmadı; bazılarının hiç olmadı. Şekil 10.1 bu bilinen gerçeği göstermektedir. t kuşağındaki bireylerin (şeklin sağındaki) önceki kuşakta ($t - 1$) var olanlardan sadece bazılarının yavruları olduğunu anlarız. Tamamen şans sonucu $t - 1$ kuşağındaki bazı bireyler torun bırakmayı başaramamıştır. Aynı şekilde, $t - 1$ kuşağındaki toplum $t - 2$ kuşağında var olan bireylerin bazılarından köken alır, ve zaman sıfırdaki başlangıç toplumuna doğru benzer şekilde uzanır.

Şimdi Şekil 10.1'deki nesneleri eşeyli ya da eşeysiz üreyen bir toplumda bir lokustaki genlerin kopyaları olarak düşünelim. Şekil 10.1 başlangıç gen hatlarının zaman ilerledikçe daha çok yok olduğunu göstermektedir. Öyleki toplum başlangıç gen kopyalarının oldukça azını taşıyan torunlardan oluşur. Aslında, şimdiki zamandan ziyade geçmişe bakarsak, toplumdaki tüm gen kopyaları sonuçta tek bir atasal gen kopyasından türemiştir. Yeteri kadar uzun zaman geçtiğinde, diğer



Şekil 10.1 İki aleli bulunan *A* geni bakımından, sıfırıncı zamanda (solda) 15 gen kopyası ile başlayan bir toplumda, gen kopyalarının türeyişinin olası geçmişi. Her bir gen kopyası bir sonraki kuşakta 0, 1 veya 2 kopyaya sahiptir. *t* zamanında (sağda) var olan gen kopyalarının hepsi tek bir atasal kopyadan türemiştir ve hepsi A_2 alelidir (kırmızı ile gösterilen soy). Diğer gen kopyalarından türeyen diğer gen hatları tükenmiştir. Gelecek kuşaklara bırakılacak gen kopyalarının eksilmesi eğer rasgele ise, o zaman *t*. zamanındaki gen kopyaları büyük olasılıkla 0. zamanındaki var olan tüm başlangıç gen kopyalarının her hangi birinden eşit derecede türeyebilir.

başlangıç gen hatlarının hepsi tükenecektir. Şu andaki toplumda gen hatlarının geçmişte tek bir ortak atada **birleştiği** söylenir. O ata birkaç başlangıç alellinden birini taşımış olduğundan, tamamıyla o atasal gen kopyasından köken alan toplumdaki genler sonuçta monomorfik olmalıdır: diğer bir deyişle başlangıç alellerinden biri ya da diğerinin gen sıklığı sabitlenir (gen sıklığının 1.00 olması). Ata birkaç başlangıç alelinin sadece birini temsil ettiği için, bu atasal kopyadan türemiş olan toplumdaki genler sonunda monomorfik olmalıdır: başlangıçtaki alellerden biri ya da diğeri sabitlenir (sıklık 1.00'e ulaşır) Çok sayıda gen hattının yok olması, birkaç gen hattının yok olmasından daha fazla zaman aldığı için, toplum ne denli küçükse, tolumda bulunan tüm gen kopyalarının geçmişe gidildikçe tek bir atasal gen kopyasında birleşmesi o kadar hızlı olur.

Örneğimizde, tüm gen kopyaları A_2 alelinin bir kopyasından türemişlerdir, ancak bu rastgele bir süreç olduğundan rastgele olaylar dizisi farklı olmuş olsaydı o zaman da A_1 "şanslı" alel olabilirdi. Eğer bu günkü gen kopyalarının hepsinin ortak atasının bulunduğu kuşakta A_1 ve A_2 eşit sıklıkta ($p = q = 0.5$) olsaydı, atasal gen kopyasının A_1 ya da A_2 olması şansı eşit olurdu; ancak, A_1'in o kuşaktaki gen sıklığı 0.9 olsaydı, o zaman atasal genin A_1 olma olasılığı 0.9 olacaktı. *Bu nedenle, şansla bir toplumun eninde sonunda bir alel ya da diğeri bakımından monomorfik olacağını ve diğer alel değilde* A_1 *alelinin sabitlenme olasılığının* A_1*'in başlangıç gen sıklığına eşit olacağını analizlerimiz göstermektedir.*

Bu analize göre, örneğin bütün insan toplumunun tüm mitokondrisi "Mitokondriyal Havva" adı verilen tek bir kadının bir zamanlar geçmişte taşıdığı mitokondriden köken alır. (Mitokondriler sadece yumurtalar yoluyla aktarılır.) Bununla birlikte, bu o zaman toplumda sadece bir kadın olduğu anlamına gelmez: tüm mitokondrilerin ataları izlendiği zaman (Şekil 10.1'de görülen şeklin bir benzerinde) o kuşaktaki pek çok kadından biri "Mitokondriyal Havva" dır. Aynı şekilde, çeşitli nükleer genler de geçmişte atasal insan toplumlarının birçok farklı üyesi tarafından taşınan tek gen kopyalarından köken alır.

Eğer bu işlem birçok bağımsız, aralarında üreme olmayan toplumlarda meydana geliyorsa, her birinde örneğin *A* lokusunun iki aleli varsa ve her birinin başlangıç kopyalarının sayısı birbirine eşitse, o zaman toplumda p olasılıkla A_1'in sabitlenmesini ve $1 - p$ olasılıkla da A_2'nin sabitlenmesini bekleyebiliriz. Böylece, toplumun genetik kompozisyonu şans sonucu farklılaşacaktır. Eğer başlangıçtaki toplumun her biri iki yerine üç (ya da daha fazla) farklı alel içerirse, bu alellerin her biri başlangıç gen sıklıklarına (p_i diyelim) eşit olasılıkla bazı toplumlarda sabitlenecektir.

Bir toplumdaki alel sıklıkları genetik sürüklenmeyle değiştiği zaman, her kuşakta yeni oluşan zigotlar arasındaki Hardy-Weinberg dengesi genotip sıklıkları değişir. Örneğin, A_1 ve A_2 alellerinin p ve q sıklıkları (yani p ve $1 - p$) 0.5:0.5'den 0.45:0.55'e değişirse, o zaman A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 genotiplerinin gen sıklıkları 0.25:0.50:0.25'den 0.2025:0.4950:0.3025'e değişir. Bölüm 9'da tanımlandığı gibi, alel sıklıklarından biri 1'e doğru (ve diğeri 0'a doğru) değiştiğinde heterozigotların gen sıklığı, H, azalır:

$$H = 2p(1 - p)$$

Şimdiye kadar anlatıldığı şekliyle, bu modelin sadece rastgele genetik sürüklenmenin etkilerini kapsaması mantığa uygundur. Bu model mutasyon, göç ve doğal seçilim gibi diğer evrimsel işlemlerin işlemediği varsayımını yapar. Bu nedenle,

model doğal seçilimle gelişen, uyarlanım sağlayan özelliklerin evrimini tanımlamaz. Gelecek bölümlere doğal seçilimi dahil edeceğiz.

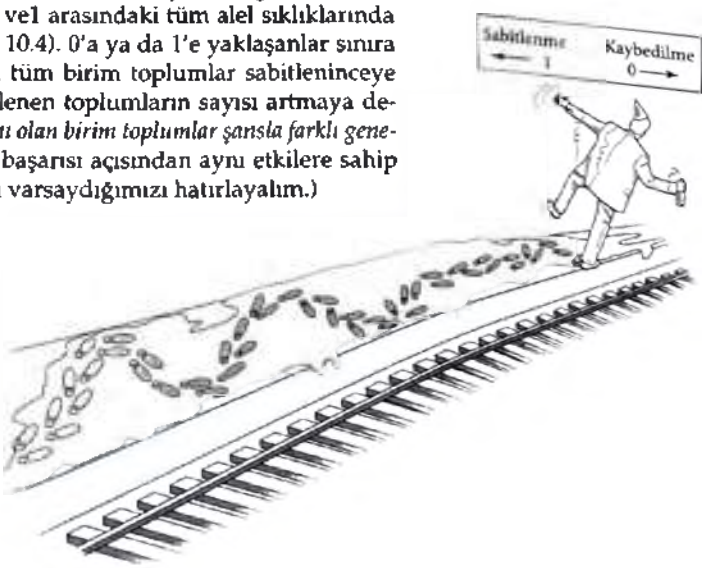
Alel sıklıklarındaki rastgele dalgalanmalar

Rastgele genetik sürüklenme kavramını daha geleneksel olan başka bir açıdan ele alalım. Her biri N sayıda bireye (diploid bir türdeki $2N$ gen kopyalarını temsilen) sahip olan, birbirinden bağımsız pek çok toplumun her birinde A_1 ve A_2 alellerinin gen sıklığının p ve q olduğunu varsayalım. Küçük bağımsız toplumlara çoğunlukla **birim toplum** adı verilir ve böyle toplumların oluşturduğu topluluğa **metatoplum** adı verilir. Öncekinde olduğu gibi, genotiplerin ortalama olarak yaşarlığı ve üreme başarısı bakımından farklı olmadığını, diğer bir deyişle alellerin uyum açısından yansız (nötr) olduğunu varsayarız.

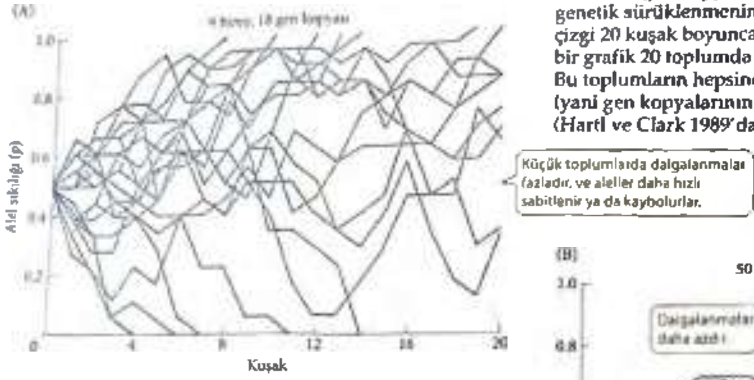
Her kuşakta yeni oluşan çok sayıdaki zigot, bir sonraki kuşak üreyene kadar, genotip farkına bakmaksızın rastlantı sonucu ölümler nedeniyle azalır ve N sayısına iner. Örnekleme hatası sonucunda, hayatta kalanlar arasında A_1'in oranı (p) değişebilir. Yeni p (ona p' diyelim) 0 ile 1 arasındaki herhangi bir olası değeri alabilir, tıpkı bir madeni para N sayıda havaya atıldığında tura gelme olasılığının hepsinin turadan hepsinin yazıya değişen aralıkta olması gibidir. Binomial kuram ve bu kurama göre oluşturulan *olasılık dağılımından*, mümkün olan her değerin olasılığı- isterse turaların oranı, isterse A_1 alellerinin oranı olsun- hesaplanabilir. Çok miktardaki birim toplum arasında, yeni alel sıklığı (p') ortalama değer civarında (başlangıç gen sıklığı, p) şans sonucu değişecektir.

Şimdi p'nin 0.5'den 0.47'ye değiştiği birim toplumlardan birini detaylı olarak incelersek, gelecek kuşakta, p' değerinin 0.47'den, *eşit olasılıkla ya daha düşük ya da daha yüksek olan*, başka değerler alabileceğini görebiliriz. Bu rastgele dalgalanma süreci zaman içinde süreklilik gösterir. Alel sıklığını 0.5'e doğru geri çevirebilecek hiçbir dengeleyici güç olmadığından p en sonunda ya 0'a ya da 1'e doğru sürüklenecektir: *alel ya kaybolacak ya da sabitlenecektir*. (Bir alelin gen sıklığı ya 0'a ya da 1'e ulaşırsa, topluma mutasyonla ya da başka bir toplumdan gen akımıyla başka bir alel girmedikçe değişmeden kalır.) Alel sıklığındaki değişimler, yeni yıl arifesinde sarhoş bir kişinin her iki tarafında tren yolu bulunan uzun bir peronda sağa sola rasgele yalpalayarak yürümesine benzer. Eğer adam çok sarhoşsa, o zaman bir yöne doğru attığı adımla diğer yöne doğru attığı adımı dengeleyemez ve sonunda eğer peron yeteri kadar uzunsa peronun iki kenarındaki yollardan birine düşer (Şekil 10.2).

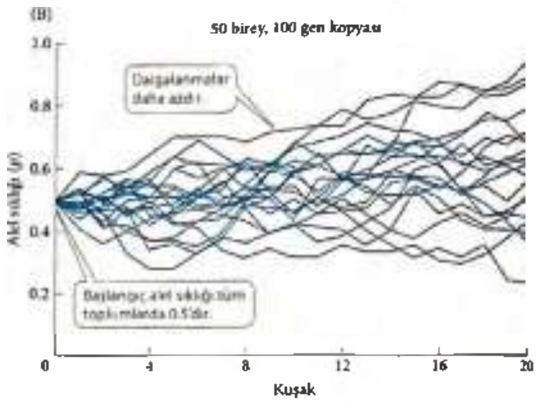
Bazı birim toplumlarda alel sıklığı bir kuşaktan diğerine şans sonucu artabildiği gibi, diğer birim toplumlarda azalabilir. Birim toplumlar arasında alel sıklığındaki değişke (*varyans*) kuşaktan kuşağa artar (Şekil 10.3). Bazı birim toplumlarda $p = 0$ ya da $p = 1$'e ulaşır ve uzun süre değişmez. Alellerden birinin ya da diğerinin sabitlenmediği birim toplumlarda, alel sıklıkları 0 ve1 arasındaki tüm alel sıklıklarında büyük olasılıkla eşit olarak yayılacaktır (Şekil 10.4). 0'a ya da 1'e yaklaşanlar sınıra doğru ilerlerler, bu nedenle metatoplumdaki tüm birim toplumlar sabitleninceye kadar, bir alel ya da diğeri bakımından sabitlenen toplumların sayısı artmaya devam eder. Böylece, *başlangıçta genetik olarak aynı olan birim toplumlar şansla farklı genetik yapılara evrimleşirler*. (Yine, alellerin uyum başarısı açısından aynı etkilere sahip olduğunu, diğer bir deyişle yansız olduklarını varsaydığımızı hatırlayalım.)

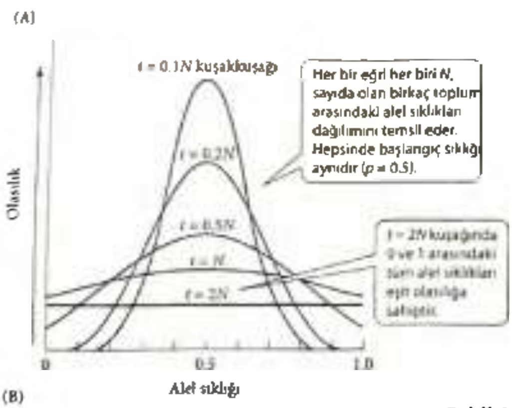


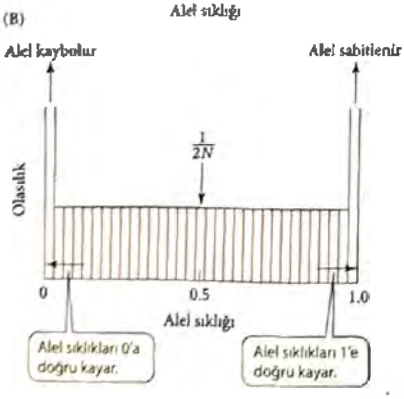
Şekil 10.2 "Rastgele yürüyüş" (veya "sarhoş yürüyüşü"). Sarhoş kimseler eğer bir tren peronunun ortasına doğru bir yön tutturmak için peronda çok uzun bir mesafe yürürlerse eninde sonunda perondan düşerler. Peronun kenarları ("0" ve "1") sırasıyla bir alelin kaybedilmesini ve sabitlenmesini temsil eder.



Şekil 10.3 Dokuz diploit bireyden (2N = 18 gen kopyası) oluşmuş (A toplumu) ve 50 diploit bireyden (2N = 100 gen kopyası) oluşmuş (B toplumu) toplumlarda genetik sürüklenmenin bilgisayar benzetimleri. Her bir çizgi 20 kuşak boyunca bir alelin sıklığını (p) gösterir. Her bir grafik 20 toplumda alel sıklığı değişimlerini gösterir. Bu toplumların hepsinde başlangıç alel sıklığı 0.5 dir (yani gen kopyalarının yarısı A_1 ve diğer yarısı A_2 dir). (Hartl ve Clark 1989'dan alınmıştır.)







Şekil 10.4 Zaman içinde genetik sürüklenme meydana geldiği zaman, bir alelin çeşitli sıklıklara sahip olma olasılığındaki değişimler. (A) Her bir eğri farklı zamanlarda 0 ve 1 arasındaki alel sıklıklarının dağılım olasılığını gösterir. Geçen zaman (t) içindeki kuşakların sayısı başlangıç toplumundaki bireylerin sayısına (N) göre hesaplanır. Örneğin, toplum N = 50 bireyden oluşmuşsa t = 2N 100 kuşak sonraki sıklık dağılımını temsil eder. t = 0.1N kuşak sonraki sıklık dağılımı olasılığı en üstteki eğri ile gösterilir. Bu eğrinin, her biri N sayıda olan ve her biri aynı alel sıklığıyla başlayan birkaç toplum arasındaki dağılıma ait olduğu düşünülebilir. Geçen kuşak sayısının artmasıyla birlikte, tüm toplumlardaki alel sıklıkları 0 veya 1'e doğru sürüklendikçe, eğri daha alçak ve daha basık olur. t = 2N neslinde 0 ve 1 arasındaki tüm alel sıklıkları eşit olasılıklıdır. (Bu şekil alelleri sabitlenen ya da kaybolan toplumların oranını göstermez.) (B) t = 2N kuşak geçtikten sonra farklı alel sıklıklarına sahip toplumların oranı, bu toplumlara aleli sabitlenen (p = 1) ya da kaybolanlar (p = 0) dahildir. Aleli kaybolan ya da sabitlenen toplumların oranı her kuşak 1/(4N) oranında artar, ve 0 ve 1 arasında değişen her bir alel sıklığı her kuşakta 1/(2N) oranında azalır. (A Kimura 1955'den, B Wright 1931'den alınmıştır).

Genetik Sürüklenmeyle Evrim

Daha önceki tartışmamız sonucun ortaya çıkan aşağıdaki hususlar genetik sürüklenme yoluyla evrimin en önemli yönlerinden bazılarıdır.

1. Alel (ya da haplotip) sıklıkları bir toplum içinde rastgele dalgalanma gösterir ve en sonunda bir alel ya da diğeri sabitlenir.
2. Bu nedenle, bir lokusta genetik çeşitlilik azalır ve sonunda kaybolur. Alellerden birinin gen sıklığı 1.0'a yaklaştığı zaman, heterozigotların gen sıklığı, $H = 2p(1-p)$, azalır. Heterozigotlardaki azalma oranı çoğunlukla bir toplum içinde genetik sürüklenme oranının ölçüsü olarak kullanılır.
3. Herhangi bir zamanda, bir alelin sabitlenme olasılığı onun o zamanki sıklığına eşittir ve gen sıklığında geçmişte meydana gelen değişimler bu durumu etkilemez ya da bu durumla onun sıklığında geçmişte meydana gelen değişimler tahmin edilemez.
4. Bu nedenle, başlangıçta aynı alel sıklığına (p) sahip toplumlar birbirinden farklılaşır, ve toplumlarda p oranı bir alelin sabitlenme, $1-p$'lik oran ise diğer alelin sabitlenme oranıdır.
5. Eğer mutasyonla yeni oluşmuş bir alel varsa ve bu aleller toplumda $2N$ gen kopyasından sadece biriyse onun sıklığı şudur:

$$p_t = \frac{1}{2N}$$

   ve bu aynı zamanda o alelin $p = 1$'e ulaşma olasılığıdır. Açıkça, büyük bir toplum ile küçük bir toplum karşılaştırıldığı zaman küçük toplumda o alelin sabitlenmesi olasılığı daha yüksektir. Üstelik bazı mutasyonlar N bireyli olan pek çok birim toplumdan her birinde ortaya çıkarsa, mutasyon en sonunda birim toplumlarda $1/2N$ oranında sabitlenmelidir. Benzer olarak, bir toplumda tüm lokuslarda ortaya çıkan yeni mutasyonların hepsi en sonunda $1/2N$'lik bir oranla sabitlenmelidir.
6. Genetik sürüklenme yoluyla evrim küçük toplumlarda büyük toplumlara göre daha hızlı ilerler. Diploid bir toplumda, sabitlenmiş olan yeni bir yansız alelin ortalama sabitlenme süresi $4N$ kuşağa eşittir. Eğer birey sayısı (N) çok fazla ise o zaman bu süre daha da uzar.
7. Bir metatoplumda başlangıçta aynı olan birçok birim toplumda, ortalama alel sıklığı ($\bar{p}$) değişmez, ancak her birim toplumda alel sıklığı en sonunda 0 ya da 1 olarak değiştiğinden, heterozigotlar (H) tüm olarak metatoplumda ve her birim toplumda sıfıra doğru azalır.

Geçerli toplum büyüklüğü

Şimdiye kadar anlatılan kuram, N sayıda ergin bireyden oluşan yüksek derecede ideal toplumları varsaymıştı. Oysa, doğal toplumlarda erginlerin gerçek sayısını (N) belirlersek, bulunan bu sayı (SAYIMA DAYALI NÜFUS), gelecek kuşağa gerçekten gen katkısında bulunanların sayısından çok daha büyük olabilir. Örneğin, denizfilleri arasında birkaç baskın erkek bir toplumdaki tüm dişilerle eşleşir, bu şekilde o erkeklerin taşımış olduğu aleller gelecek kuşağa çok fazla oranda aktarılır; genetik açıdan bakıldığında, diğer erkeklerle döğüşte kazanmakta başarısız olan erkeklerin gelecek kuşağa katkısı bulunmayacaktır (Şekil 10.5). Böylece alel sıklıklarındaki genetik sürüklenme oranı ve heterozigotluğun kaybolma oranı (bu oran küçük bir toplum için beklediğimiz değere yakındır), sayım yoluyla bulunan toplum büyüklüğüne dayanarak kestirilen orandan daha büyük olacaktır. Diğer bir deyişle, toplum gerçekte göründüğünden *önemli ölçüde* daha küçüktür. Gerçek toplumun **geçerli toplum büyüklüğü** (N_e ile gösterilir), ideal (yani, içindeki her ergin bireyin ürediği) bir toplumdaki bireylerin toplam sayısına eşittir. Böyle ideal bir toplumda genetik sürüklenme hızı (bu hız heterozigotluktaki azalma oranıyla belirlenir) gerçek toplumdakiyle aynı olur. Örneğin, bir toplumun nüfusu 10,000 ergin birey ise, ancak bunlardan sadece 1000 tanesi üreyerek genlerini sonraki kuşaklara aktarabiliyorsa, genetik sürüklenme toplum büyüklüğü 1000 bireymiş gibi (hepsi üremeye katılan ve toplam sayısı 1000 ergin birey olan bir toplum ile aynı hızda) ilerleyecektir: ve bu durumda geçerli toplum büyüklüğü (N_e) de 1000 birey olarak kabul edilir.

Gerçek toplum büyüklüğü çeşitli nedenlerden dolayı sayımla belirlenenden daha küçüktür. Bu nedenler şunlardır:

1. Dişiler, erkekler ya da her ikisi tarafından üretilen *yavruların sayısındaki çeşitlilik* N_e'yi azaltır. Denizfilleri uç noktadaki bir örnektir.



Şekil 10.5 Kuzeydeki denizfilleri (*Mirounga angustirostris*) arasında geçerli toplum büyüklüğü gerçek toplum büyüklüğünden daha düşüktür. Çünkü iri erkeklerin sadece bir kaçı daha küçük dişi bireyler için başarılı bir şekilde çekişir. Yarışı kazanan "haremdeki" tüm dişi bireylerin yavrularının babası olacaktır. (Fotoğraf: Richard Hansen/Fotoğrafçı Araştırmacı.)

2. Benzer şekilde, 1:1 oranından farklı bir *eşey oranı* gerçek toplum büyüklüğünü azaltır.
3. *Doğal seçilim* yavru sayısındaki çeşitliliği arttırarak N_e'yi düşürebilir; örneğin, eğer iri bireyler küçük olanlardan daha çok yavruya sahipse, küçük bireylerin gelecek kuşağa gen katkısı daha az olacağından genetik sürüklenme oranı tüm yansız lokuslarda artabilir.
4. *Kuşaklar örtüşüyorsa*, yavrular anababaları ile eşleşebilir ve bu eşler aynı gen kopyalarını taşıdığından, çoğalan genlerin gerçek büyüklüğü azalır.
5. Daha da önemlisi, *toplum sayısındaki dalgalanmalar* N_e'yi azaltır. Bu durumdan toplum sayısı küçük olanlar büyük olanlara göre daha fazla etkilenir. Örneğin, beş ardışık kuşak boyunca yavru verebilen erginlerin sayısı sırasıyla 100, 150, 25, 150 ve 125 ise, N_e yaklaşık olarak 110 (aritmetik ortalama) değil, 70 (harmonik ortalama*) olur.

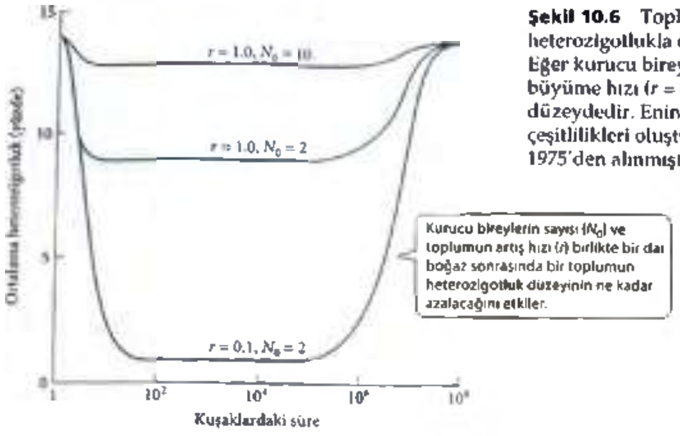
Kurucu etkisi

Toplumların geçmek durumunda olabilecekleri nüfus büyüklüğü kısıtlamalarına **dar boğaz** adı verilir. İlgi çekici bir dar boğaz, özellikle, az sayıda bireyle ya da kurucuyla [çoğu zaman tek bir çift birey ya da dişileri sperm depolayan böceklerde olduğu gibi döllenmiş tek bir dişi] yeni bir toplum kurulduğu zaman ortaya çıkar. Dar boğaz etkisi sonucunda ortaya çıkan genetik sürüklenmeye genellikle **kurucu etkisi** adı verilir. Yeni toplum hızlı bir şekilde birey sayısını arttırırsa, nadir alellerin bazıları kurucular tarafından taşınmamasına rağmen, alel sıklığı (ve bundan dolayı heterozigotluk) büyük olasılıkla kurucuların ayrıldığı ana toplumdakinden çok farklı olmayacaktır. Bununla birlikte, eğer koloniler küçük kalırsa, genetik sürüklenme alel sıklıklarını değiştirecek ve genetik çeşitliliği azaltacaktır. Eğer koloni yaşamını sürdürürse ve büyürse, yeni mutasyonlar eninde sonunda heterozigotluğun artmasını sağlayacaktır (Şekil 10.6).

Gerçek toplumlarda genetik sürüklenme

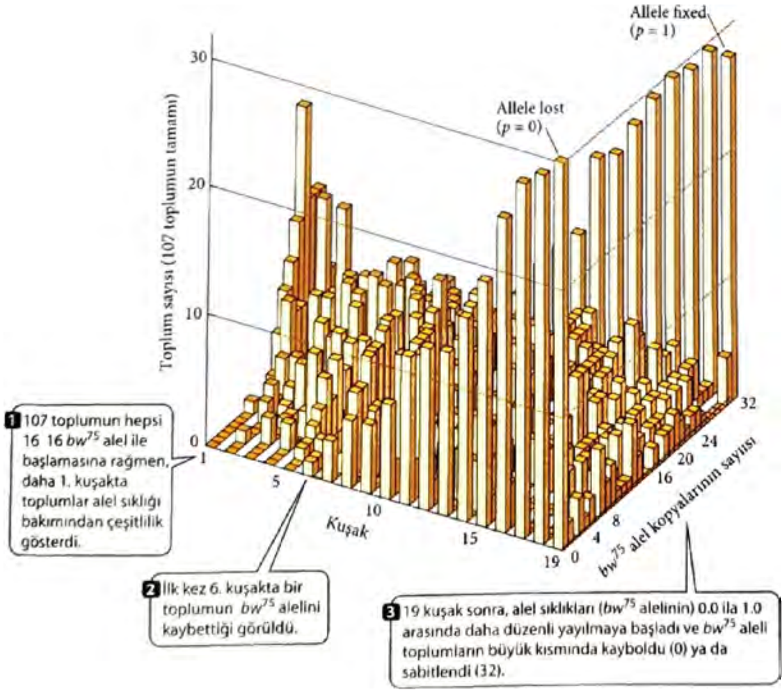
LABORATUVAR TOPLUMLARI. Peter Buri (1956) *Drosophila melanogaster* ile yaptığı bir deney ile genetik sürüklenmeyi tanımladı. Peter Buri, her biri sekiz erkek ve sekiz dişi içeren, 107 deneysel *D. melanogaster* toplumu ile işe başladı. Bireylerin hepsi göz rengini (her üç genotipinde fenotipik olarak belirlenebildiği bir özelliktir) etkileyen iki alel (*bw* ve bw^{75}) bakımından heterozigottu. Böylece, bw^{75}'in başlangıç gen sıklığı tüm toplumlarda 0,5 oldu. Peter Buri her bir toplumdan her kuşakta rastgele

*Harmonik ortalama verilerin ters değerlerinin aritmetik ortalamasının ters değeridir. t kuşaklık bir veride yavru verebilen bireylerin sayısı $N_0, N_1, ..., N_t$ ise, N_e değeri $1/N_e = (1/t)(1/N_0 + 1/N_1 + ... + 1/N_t)$ formülünden hesaplanır.



Şekil 10.6 Toplum büyüklüğündeki bir darboğazın heterozigotlukla ölçülen genetik çeşitlilik üzerine etkisi. Eğer kurucu bireylerin sayısı düşükse ($N_0 = 2$), ve toplumun büyüme hızı ($r = 0.1$) düşükse, heterozigotluk en düşük düzeydedir. Eninde sonunda mutasyon yeni genetik çeşitlilikleri oluşturur ve heterozigotluk artar. (Nei vd. 1975'den alınmıştır.)

sekiz erkek ve sekiz dişi aldı onları yeni besin ortamına aktardı ve böylece her bir toplumu 19 kuşak boyunca çoğalttı. (Böylece, her bir kuşak 16 sinek × 2 gen kopyası = 32 gen kopyası ile başlatıldı.) bw^{75}'in gen sıklığı toplumlar arasında hızlıca değişen değerler aldı; bir kuşak sonra bw^{75} kopyalarının sayısı 7 ($q = 7/32 = 0.22$) ile 22 ($q = 0.69$) arasında değişti. Ondokuzuncu kuşağa kadar, 30 toplumda bw^{75} aleli kayboldu, ve 28 toplumda bw^{75} sabitlendi; sabitlenmeyen toplumlar arasında, ara değerlerde alel sıklıkları tamamıyla rastgele dağıldı. Sonuç genetik sürüklenme kuramından beklenenlere tam olarak uygunluk gösterdi (bkz. Şekil 10.4).



Şekil 10.7 Her biri 16 tane bw^{75}/bw heterozigot bireyden oluşan *Drosophila melanogaster*'in 107 laboratuvar toplumununda rastgele genetik sürüklenme. Bir kuşaktan rastgele alınan 8 erkek ve 8 dişi, toplam 16, birey bir sonraki kuşağın kurucu bireyleridir. Grafikte önden arkaya doğru bw^{75} kopyalarının sayısının sıklık dağılımı ve soldan sağa kuşak sayısı yer alır. Ana toplumda 16 kopyası bulunan bw^{75} alelinin sayısı (sıklığı 0.5'dir) kuşaklar ilerledikçe 0 ve 32 arasında düzenli bir şekilde dağılmaya başladı ve bw^{75} aleli toplumların büyük çoğunluğunda kayboldu (0 kopya) ya da sabitlendi (32 kopya). (Hartl ve Clark 1989'dan alınmıştır.)

Daha yakın zamanlarda, McCommas ve Bryant (1990) doğadan toplanan ev sineklerini (*Musca domestica*) kullanarak, üç farklı dar boğaz sayısının (1, 4, ve 16 çift) her birinden dört tekrarlı laboratuvar toplumları oluşturdular. Her bir toplum hızlıca yaklaşık binlerce bireylik bir denge büyüklüğüne erişti. Sonra bu toplumlar tekrar aynı sayılara azaltıldı. Bu işlem beş kez kadar tekrarlandı. Toplumlar dar boğaz etkisinden her seferinde kurtulduktan sonra, araştırmacılar her bir toplum için elektroforez yöntemini kullanarak (bkz. Bölüm 9) dört polimorfik lokus bakımından alel sıklıklarını belirlediler. Her bir dar boğaz uygulamasından sonra ortalama heterozigotluğun ($\bar{H}$) sürekli olarak azaldığını ve dar boğaz küçüldükçe heterozigotluğun daha hızlı azaldığını buldular. Genellikle, $\bar{H}$ genetik sürüklenmenin matematiksel kuramıyla öngörülen değerlere çok benzerdir.

DOĞAL TOPLUMLAR. Doğal toplumların genetik özelliklerini tanımladığımız zaman, ne veriler genellikle deneylere dayanır ne de toplumların geçmişleri hakkında ayrıntılı bilgimiz vardır. Bu nedenle, *modelleri yorumlayarak* evrimin *nedenlerini* (genetik sürüklenme ya da doğal seçilim gibi) *anlamaya* çalışırız. *Bu çeşit çıkarımlar ve sonuçlar, yalnızca şu ya da bu nedenden hangisinin önemli olduğunu söyleyen belirli kuramlara dayanarak yapılabilir.*

Eğer lokuslar genetik sürüklenmeden etkilenmişse, doğal toplumlarda moleküler genetik çeşitliliğin yönelimleri genelde umduklarımızla uyum gösterir. Örneğin, Robert Selander (1970) orta Teksas'ta oldukça geniş yayılış gösteren çiftliklerde yaşayan ev farelerinde iki lokustaki alozim çeşitliliklerini inceledi. Selander her bir çiftliğin bağımsız bir topluma sığınak oluşturduğunu düşündü. Çünkü fareler oldukça nadir yeni çiftliklere gider; ve bir çiftlikten başkasına gidenler çoğunlukla gittikleri çiftlikte yaşayan diğer farelerce dışlanırlar. Her bir çiftlikteki toplum büyüklüğünü tahmin etmek isterken, Selander küçük ve büyük toplumların ortalama alel sıklıkları bakımından çok benzer olmasına rağmen, alel sıklıklarındaki çeşitliliğin küçük toplumlar arasında çok daha büyük olduğunu buldu. Bu durum rastgele sürüklenme sonucunda beklenen bir durumdur.

Bazen, tarihi kayıtlar gibi bağımsız bilgiler kullanarak sonuçlarımızın doğruluğunu kontrol edebiliriz. Örneğin, kuzeydeki denizfillerinde (*Mirounga angustirostris*, bkz. Şekil 10.5) elektroforetik çeşitliliklerin incelenmesi sonucunda 24 enzim-kodlayan lokusun hiçbirinde çeşitlilik olmadığı açığa çıktı (Bonnell ve Selander 1974)- doğal toplumların çoğunda polimorfizm düzeyi yüksek olduğundan, bu çok da olağan bir gözlem değildir (bkz. Bölüm 9). Bununla birlikte, bu türde toplum bugün yaklaşık 30,000'e ulaşmasına karşın, 1890'lerde avlanma nedeniyle yaklaşık 20 bireye kadar inmişti. Üstelik geçerli toplum büyüklüğü muhtemelen daha da çok küçüktü. Çünkü tipik olarak erkeklerin %20'den azı eşleşme başarısına sahiptir. Büyük bir olasılıkla yeni tanımladığımız modele uygun bir hipotez olan genetik sürüklenmenin monomorfizme neden olduğu hipotezi tarihi verilerle de desteklenmektedir.

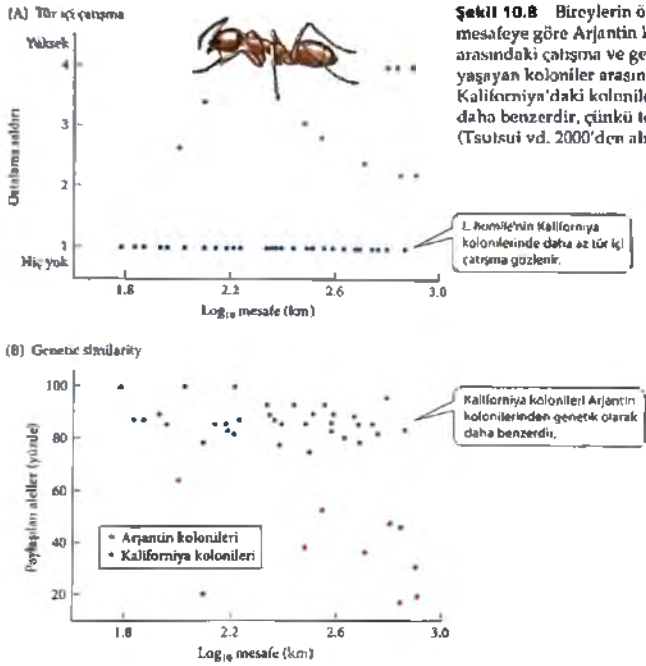
Kuzeydeki deniz arslanları gibi dar boğaz deneyimi olan toplumlarda genetik çeşitliliğin azalması önemli sonuçlara yol açabilir. Örneğin, zararlı alellerin sabitlenmesi yaşama ve üreme oranını azaltabilir ve bu toplumun tükenme riskini artırabilir. Bir kendileşme çöküntüsü örneği olan kutup engereklerinin küçük bir toplumunda yaşama oranındaki azalma Bölüm 9'da anlatılmıştı. Bununla birlikte, nadir durumlarda, genetik çeşitliliğin azalması gerçekten bir toplum için yararlı olabilir. Arjantin karıncaları (*Linepithema humile*) nispeten nadirdir ve Arjantine özgü diğer birçok tür ile birlikte bulunur. Ancak, insanlar tarafından kazara dünyada başka yerlere taşınırsa, götürüldüğü pek çok yeri hemen istila eder. Kaliforniya'da, çok boldur ve Kaliforniya'ya özgü pek çok karıncayı yerinden etmiştir. Doğal olarak bulunduğu bölgelerde, Arjantin karıncalarının küçük kolonileri kendi türünün diğer kolonilerine karşı bölgelerini savunurlar. Koloniler arasındaki genetik farklılıklar "koloni kokusunda"

TABLO 10.1 *Ev farelerinin toplum büyüklüğüne göre iki lokustaki alellerin sıklıkları*

Tahmini toplum büyüklüğü	Örneklenen toplumların sayısı	Ortalama alel sıklığı		Alel sıklığının değişmesi (varyansı)*	
		Es-3b	*Hbb*	*Es-3b*	*Hbb*
Küçük (ortalama = 10)	29	0.418	0.849	0.0506	0.1883
Büyük (ortalama = 200)	13	0.372	0.843	0.0125	0.0083

Kaynak: Selander 1970'den alınmıştır.

* Alel sıklığındaki değişkenin küçük toplumlarda büyük toplumlardakinden daha büyük olduğuna dikkat ediniz.



Şekil 10.8 Bireylerin örneklendiği koloniler arasındaki mesafeye göre Arjantin karıncaları (*Linepithema humile*) arasındaki çatışma ve genetik benzerlik. (A) Kaliforniya'da yaşayan koloniler arasında daha az çatışma gözlenir. (B) Kaliforniya'daki koloniler genetik olarak Arjantindekilerden daha benzerdir, çünkü toplum genetik olarak daha tek düzedir. (Tsutsui vd. 2000'den alınmıştır.)

farklılıklara yol açar, bu durum nedensiz çatışmalara neden olur. Bununla birlikte, Kaliforniya'da koloniler diğerleriyle çok büyük, geniş alanlara dağılmış "süper koloniler" oluşturmak için birleşirler. Böylece sayısal üstünlüklerini kullanarak diğer karınca türlerini kendi kolonilerine sokmazlar. Kaliforniya'daki koloniler genetik çeşitliliği oldukça az olan kurucu etkisinden dolayı genetik olarak birbirlerine çok benzerler. Bu nedenle, koloniler koku bakımından çok az farklıdır, birbirlerini dışlamazlar ve bu nedenle süperkoloniler oluşturmak için birleşebilirler (Tsutsui vd. 2000; Şekil 10.8).

Moleküler Evrimin Yansız Alel Kuramı

Rastlantı sonucu gerçekleşen genetik sürüklenmenin canlıların birçok morfolojik ve diğer fenotipik özelliklerinin evriminde önemli bir rol oynayıp oynamadığı konusu, geniş ölçüde tartışılmaktadır. Bununla birlikte, DNA ve protein dizisi düzeyinde genetik sürüklenmenin evrimleşme bakımından önemli bir etken olduğu konusunda herkes aynı görüştedir.

Evrimsel biyologların çoğu, evrimsel sentezin gerçekleştiği 1930'lu yılların sonlarından 1960'lı yılların ortalarına kadar, neredeyse tüm alellerin canlının uyumu üzerindeki etkisinin farklı olduğunu, bu nedenle gen sıklıklarının asıl olarak doğal seçilimden etkilendiğine inanıyordu. Bu görüş, morfolojik ve fizyolojik etkilere sahip genler üzerine yapılan birçok çalışmaya temel olmuştur. 1960'lı yıllarda, iki tip moleküler verinin elde edilmesiyle, seçilim açısından yansız alellerin rastgele genetik sürüklenmesi yoluyla evrim kuramı önem kazandı. Lewontin ve Hubby, 1966'da, enzim lokuslarının büyük oranının polimorfik olduğunu gösterdi. Doğal seçilimin etkin olarak bu kadar çok genetik çeşitliliği sürdüremeyeceğini ve genetik çeşitliliğin büyük kısmının seçilim açısından yansız olduğunu ileri sürdüler. Yaklaşık aynı zamanlarda, Motoo Kimura (1968) Bölüm 2'de (bkz. Şekil 2.14) açıklanan filogenetik yaklaşımı kullanarak, çeşitli proteinlerin amino asit dizilerinin evrimleşme hızını hesapladı. Kimura belirli bir proteinin farklı soy hatlarında benzer hızda evrimleştiği sonucunu çıkardı. Böyle bir kararlılığın doğal seçilim sonucunda

beklenemeyeceğini, ancak moleküler düzeydeki evrimsel değişimlerin mutasyon ve genetik sürüklenme sonucunda beklenebileceğini savundu. Bu araştırmacılar ve diğerleri (King ve Jukes 1969) moleküler polimorfizm ve evrim hakkında "seçilime karşı yansızlık (neutralist-selectionist)" olarak bilinen bir tartışma başlattılar. Bu tartışma hala tam olarak çözüme kavuşmamıştır. Günümüzde herkes bazı moleküler çeşitliliklerin ve evrimin yansız alelerin (örneğin genetik sürüklenmenin sonucu) sıklıklarında değişim sonucu olduğunda aynı fikirde olmasına karşın, seçilim" yanlıları, "yansız alel kuramı" yanlılarından farklı olarak moleküler evrimsel değişimlerin büyük bir bölümünün seçilimden kaynaklandığını düşünürler.

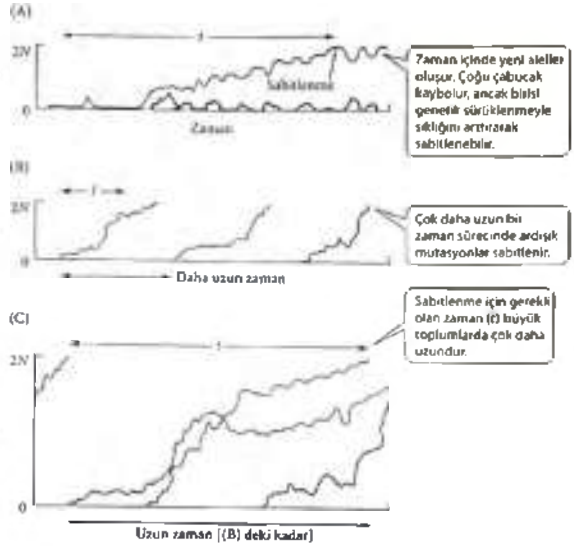
Moleküler evrimin yansız alel kuramı, DNA ya da protein dizilerindeki mutasyonların çok az bir kısmının yararlı olması ve doğal seçilimle sabitlenmesine ve mutasyonların çoğunun zararlı olması ve doğal seçilimle ayıklanmasına karşın, sabitlenen mutasyonların büyük çoğunluğunun uyum açısından yansız olduğunu ve genetik sürüklenmeyle sabitlendiğini kabul eder. Bu kurama göre, ister DNA dizi analizi ile isterse enzim elektroforezi ile açığa çıkarılmış olsun, moleküler düzeydeki genetik çeşitliliğin çoğu seçilim açısından yansızdır ve uyum başarısı açısından önemi yoktur. Üstelik bu kuram, moleküler düzeydeki evrimsel değişimlerin aşağı yukarı sabit bir hızda ilerlediğini savunur. Öyle ki türler arasındaki dizi farklılıklarının derecesi, türlerin farklılaşma zamanını belirlememize olanak sağlayan bir MOLEKÜLER SAAT gibi görev yapabilir (bkz. Bölüm 2).

Yansız alel kuramı, canlıların morfolojik, fizyolojik ve davranışsal özelliklerinin rastgele genetik sürüklenmeyle evrimleştiğini savunmaz, bunun farkında olmak önemlidir. Büyük olasılıkla böyle özelliklerin önemli bir bölümü yalnızca doğal seçilimle evrimleşebilir ve yansız alel kuramını savunan moleküler evrimcilere göre DNA dizi değişimlerinin çok küçük bir kısmını oluşturan baz çifti değişimlerine dayanır. Ayrıca, yansız alel kuramı mutasyonların çoğunun öldürücü olduğunu ve doğal seçilimle ayıklandığını bu nedenle onların gözlediğimiz çeşitliliğe çok az katkı yaptığını kabul eder. Böylece, yansız alel kuramı *bazı* baz çifti ve amino asit farklılıkları üzerinde doğal seçilimin işlediğini de kabul eder. Gerek tür içinde gerekse türler arasında gözlediğimiz çeşitliliğin *çoğunun* uyum başarısı üzerinde çok az etkisi olduğunu kabul eder. Çünkü baz çifti dizisindeki farklılıklar ya protein düzeyindeki farklılıklara dönüştürülmez ya da bir proteinin amino asit dizisindeki çeşitliliklerin çoğu canlının fizyolojisi üzerine çok az etkiye sahiptir.

Yansız alel kuramın ilkeleri

Mutasyonların her kuşakta her eşey hücresinde u_T gibi sabit bir hızda bir gende oluştuğunu ve mutasyona uğrayabilir bölgelerin bolluğundan dolayı, her mutasyonun yeni bir DNA dizisi (ya da alel, ya da haplotip) oluşturduğunu varsayalım. Bu tür mutasyonların bir bölümü (f_0) gerçek olarak yansızdır. Bu nedenle yansız alele mutasyon hızı, $u_0 = f_0 u_T$, toplam mutasyon hızından (u_T) daha düşüktür. Bir alelin gerçek olarak yansız olduğunu söylerken, yaşama ve üreme üzerine etkileri bakımından (örneğin uyum başarısı) mutant alel ile diğer alellerin çok benzer olduğunu, mutant alelin gen sıklığındaki değişimlerin doğal seçilimin değil, sadece genetik sürüklenmenin etkisi altında olduğunu anlatmak istiyoruz. (Doğaldır ki, Bölüm 12'de göreceğimiz gibi, mutasyonun daha dar bir kapsamda uyumu etkilemesi mümkündür. O zaman doğal seçilim ve genetik sürüklenme eş zamanlı çalışırlar, fakat genetik sürüklenme büyük toplumlardan ziyade küçük toplumlarda daha güçlü olduğundan mutant alellerin gen sıklığındaki değişimler eğer toplum yeteri kadar küçük ise, hemen hemen tamamıyla genetik sürüklenmenin etkisinde olacaktır. Bu nedenle, toplum küçük olduğu zaman, belirli bir alel diğer alele oranla gerçek olarak yansız olabilir, ancak toplum büyük ise olmayabilir.)

Gerçek olarak yansız mutasyonların ortaya çıkma hızı, u_0, genin işlevine bağlıdır. Genin şifrelediği proteindeki amino asitlerin bazısı önemli bir işlevi ciddi olarak etkileyecek şekilde değiştirilirse- belki de DNA'ya ya da diğer proteinlere bağlanan bir proteinin şeklini etkileyerek- o zaman, gendeki mutasyonun büyük kısmı yansız olmaktan ziyade öldürücü olacaktır ve u_0 toplam mutasyon hızından (u_T) çok daha küçük olacaktır. Böyle bir lokusun pek çok işlevsel kısıtlamalara sahip olduğu söylenir. Diğer taraftan, eğer bir protein pek çok amino asit değişimlerinden herhangi birine karşın hala işlevini yapabiliyorsa (örn., daha az kısıtlanıyorsa), u_0 yüksek olacaktır. Protein kodlayan DNA bölgesi içinde yansız mutasyon hızının



Şekil 10.9 Genetik sürüklenme yoluyla evrim. Her bir grafik *N* sayıda bireyden oluşmuş diploit bir toplumda (2*N* gen kopyası) zamana karşı bir mutasyonun kopya sayısını gösterir. (A) Yeni mutasyonların çoğu oluştuktan sonra çabucak kaybolur, ancak ara sıra bir alel genetik sürüklenmeyle sabitlenmeye doğru sıklığını artırır. Sabitlenme için gerekli olan ortalama zaman *t* ile gösterilir. (B) daha uzun bir zaman sürecinde, arka arkaya oluşan mutasyonlar bu lokusta sabitlenir. (C) Sabitlenme için gerekli zaman büyük toplumlarda çok daha uzundur. Böylece herhangi bir zamanda büyük bir toplumda daha çok yansız alel oluşur. (Crow ve Kimura 1970'den alınmıştır.)

kodonların üçüncü pozisyonundaki bazda en yüksek, ikici pozisyondaki bazda ise en düşük olacağını bekleyebiliriz. Çünkü bu pozisyonlardaki mutasyonlar, sırasıyla, en çok ve en azdır (bkz. Şekil 8.2). İntronlar ve sözdegenler gibi işlevi bilinmeyen ve yazılım göstermeyen DNA dizilerinde kısıtlamaların en az düzeyde olmasını, hatta hiç olmamasını, bu bölgelerde yansız mutasyon hızının çok yüksek olmasını bekleyebiliriz. Şimdi, bir lokusdaki yansız mutasyon hızının her bir kuşakta her bir gamette u_0 olduğu, geçerli toplum büyüklüğü N_e olan bir toplumu ele alalım (Şekil 10.9). Mutasyona uğrayabilecek $2N_e$ gen kopyası olduğundan, yeni mutasyonların miktarı, ortalama olarak, $u_0 \times 2N_e$ olacaktır. Genetik sürüklenme kuramından, bir mutasyonun genetik sürüklenmeyle sabitlenme olasılığının onun gen sıklığına eşit olacağını öğrenmiştik. Bu değer yeni oluşmuş bir mutasyon için $1/2N_e$'ye eşittir. Bundan dolayı, her hangi bir kuşakta ortaya çıkan *ve gelecekte bir gün sabitlenecek olan* yansız mutasyonların miktarı aşağıdaki formülle hesaplanır.

$$2N_e u_0 \times 1/2N_e = u_0$$

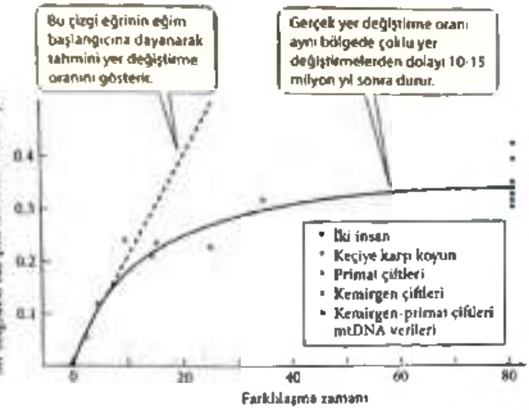
Böyle mutasyonların sabitlenmesi için, ortalama olarak, $4N_e$ kuşak gerektiğinden, her kuşakta yaklaşık aynı sayıda yansız mutasyon sabitlenmelidir: *mutasyonların sabitlenme hızı kuramsal olarak sabittir ve yansız mutasyon hızına eşittir.* Bu da moleküler saatin kuramsal temelidir (bkz. Bölüm 2). Değişim hızının, ilginç bir şekilde, toplum büyüklüğüne bağlı olduğuna dikkat ediniz. Eğer toplum büyük ise her bir mutasyon çok yavaş sabitlenmeye doğru sürüklenir. Ancak bu çok fazla sayıda mutasyonun oluşmasıyla telafi edilir.

Eğer iki tür *t* kuşak önce ortak bir atadan ayrılarak oluşmuşsa ve her tür her kuşakta (ortak atadaki alel bakımından) u_0 hızında değişime maruz kalmışsa, o zaman iki tür arasındaki farklı olan baz çifti sayısı $D = 2u_0t$ olmalıdır. Çünkü her iki soyhattı u_0t miktarında değişim biriktirmiştir. Bu nedenle, eğer kaç kuşak geçtiğini kestirebilirsek (bkz. Bölüm 8'de Kutu A), yansız mutasyon hızını aşağıdaki formülle tahmin edebiliriz.

$$u_0 = D/2t$$

Bununla birlikte, bu formül biraz daha açıklama gerektirir. Yeteri kadar uzun bir zaman boyunca, bazı bölgeler tekrar tekrar baz değişimine uğrarlar: belirli bir bölge, örneğin A'dan C'ye ve sonra C'den T'ye ya da hatta tekrar A'ya değişebilir. Böylece, türler arasındaki farklılıkların gözlenen sayısı gerçekte oluşan değişimlerin sayısından daha az olacaktır. Zaman geçip farklılıklar arttıkça, farklılıkların sayısı plato (düzlem) oluşturur. Bu sonuç, farklı memeli taksonlarının mitokondriyal DNA'ları arasındaki her bir baz çifti için farklılıkların miktarından çıkarılmıştır (Şekil 10.10; Şekil 2.15'e de bakınız).

Şekil 10.10'daki her bir nokta bir çift taksonu temsil eder. Bu taksonların ortak atasının yaşı taşıl kayıtlarından tahmin edilmiştir. Baz çifti farklılıklarının sayısı yaklaşık 5–10 milyon yıl boyunca doğrusal olarak artar, sonra düzleşir; yaklaşık 40



Şekil 10.10 En yakın ortak atalarından bu güne kadar geçen tahmini zamana karşı memeli takson çiftlerinin mitokondriyal DNA'ları arasındaki baz çifti farklılıklarının sayısının grafiği. (Brown vd. 1979'dan alınmıştır.)

milyon yıl sonra, "çoklu vuruşlarla", yani ardı ardına oluşan değişimlerden dolayı ilave küçük farklılıklar oluşur. Tüm baz çifti farklılıklarının yansız mutasyonları gösterdiği varsayılarak eğrinin doğrusal kısmından mutasyon hızı kolayca hesaplanabilir (Şekil 10.10'da, bir milyon yılda her kuşakta her bir baz çift için mutasyon hızı yaklaşık 0.01'dir ya da her bir yılda yaklaşık 10^{-8}'dir). Bununla birlikte, eğri platoya ulaştığı zaman mutasyon hızı çoklu değişimlerden dolayı sadece düzeltmeler yaparak kestirilebilir (Li 1997). Platodaki taksonlardan elde edilen veriler değişim oranını kestirmek için kullanılamaz.

Toplum içinde, alellerin ya da haplotiplerin yenileri oluşur ya da var olanlar değişir (bkz. Şekil 10.9). Bir alel ya da diğeri sabitlenmeye doğru gittikçe (ortalama olarak yaklaşık her $4N$ kuşak), diğer aleller kaybolur. Ancak mutasyonla sürekli olarak yeni yansız aleller ortaya çıkar, ve pek çoğu genetik sürüklenmeyle çabucak kaybolmasına rağmen, diğerleri daha yüksek gen sıklıklarına doğru sürüklenir ve kaybolmadan ya da sabitlenmeden önce bir süre polimorfik durumda kalır. Toplumdaki var olan birkaç alelin ya da daha çoğunun benzerliği zaman sürecinde değişmesine rağmen, alellerin mutasyonla ortaya çıkma hızı genetik sürüklenmeyle kaybolma hızıyla dengelendiği zaman çeşitlilik düzeyi bir dengeye ulaşır. Heterozigotların gen sıklığıyla, H ile gösterilen çeşitlilikteki bu denge düzeyi büyük toplumlarda küçük toplumlardakinden daha yüksektir. Matematik olarak denge düzeyindeki heterozigotluk düzeyi aşağıdaki gibi gösterilebilir (Şekil 10.11):

$$H = \frac{4N_e u_0}{4N_e u_0 + 1}$$

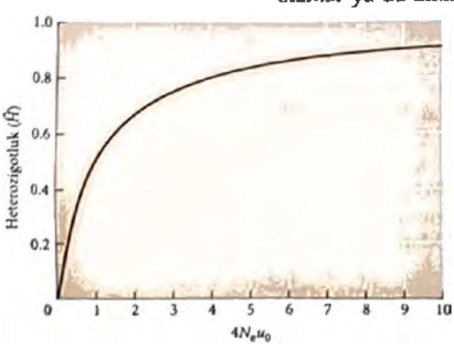
Örneğin, alozimler için her bir gamette gözlenen mutasyon hızı 10^{-6} olsun (Voelker vd. 1980), eğer geçerli toplum büyüklüğü (N_e) 1000 olsaydı, heterozigotların dengedeki gen sıklığı 0.004 olacaktı. Eğer N_e = 250,000 olsaydı, 0.50 olacaktı.

Tür içi ve türler arası çeşitlilik

Yansız alel kuramına göre, zaman sürecinde hem alel değişimlerinin hızı ve hem de heterozigotların denge düzeyi yansız mutasyon hızıyla, u_0, orantılıdır. Kısıtlamalar ve diğer etmenlerdeki farklılıklardan dolayı eğer çeşitli tipteki DNA dizileri ya da baz çifti bölgeleri yansız mutasyon hızı bakımından farklılık gösterirse, yakın akraba türler arasında daha farklı olan bu DNA dizileri ya da bölgeler tür içinde yüksek derecede çeşitlilik göstermelidir. Yani, bir lokustaki heterozigotluk ile onun evrim hızı arasında bir pozitif korelasyon olmalıdır.

John McDonald ve Martin Kreitman (1991) *Drosophila*'nın üç yakın akraba türünün her birinde *Adh* (Alkol dehidrogenaz) genini kodlayan bölgenin 6 ile 12 kopyadan oluşan DNA dizisinin analizlerinde bu prensibi uyguladı. Polimorfik bölgeler (tür içindeki farklılıklar) ve değişimler (türler arasındaki farklılıklar) ya eşanlamlı olanlar ya da amino asitleri değişmiş olanlar (eşanlamlı olmayanlar) olarak sınıflandırıldı. Yansız mutasyon hızı yer değiştirme şeklindeki değişimler için u_R ve eşanlamlı değişiklikler için u_S ise, o zaman yansız kurama göre, eşanlamlı farklılıklar şeklindeki değişikliklerin hızı, eğer gerçekten bir alelin diğerinin yerini alması şeklinde şeklindeki değişiklikler genetik sürüklenmeye maruz kalmışsa, hem polimorfizim hem de yer değiştirmelerin hızıyla- u_R: u_S- aynı olmalıdır. Bununla birlikte veriler, türleri ayıran değişimlerin tam %29 olduğunu, polimorfizmin ise sadece %5'nin yerini-alma şeklindeki değişiklikler olduğunu göstermektedir (Tablo 10.2). McDonald ve Kreitman bu sonucun amino asit değişimlerindeki evrimin doğal seçilim tarafından yönlendirilen uyumu artıran bir güç olduğu konusunda delil olacağını düşündüler. Bir alelin diğerinin yerine geçmesi şeklindeki deği-

Şekil 10.11 Geçerli toplum büyüklüğünün (N_e) ve yansız mutasyon hızının (u_0) ürününün bir fonksiyonu olarak bir lokusta heterozigotluk bakımından denge düzeyi artar. (Hartl ve Clark 1989'dan alınmıştır.)



şimlerin çoğu eğer uyum başarısı açısından yansız değil de yarar sağlıyorsa, sıklıklarını artıracaklar ve sadece genetik sürüklenme sayesinde olandan çok daha hızlı bir şekilde sabitleneceklerdir. Bu nedenle, seçilim açısından yansız eşanlamlı değişikliklerden çok daha kısa süre polimorfik durumda kalacaklardır. Böylece tür içindeki polimorfik çeşitliliğe daha az katkıda bulunacaklardır.

TABLE 10.2 *Üç Drosophila[a] türü içinde ve arasında eşanlamlı ya da eşanlamlı olmayan nükleotit değişimleri ve polimorfizmler*

	Polimorfizmler	Yer değiştirmeler
Yer değiştirme	2	7
Eş anlamlı	42	17
Yer değiştirme yüzdesi	4.5	29.2

Kaynak: McDonald and Kreitman 1991'den alınmıştır.
[a]*D. melanogaster*, *D. simulans*, and *D. yakuba*.

Türler arasındaki karşılaştırmalar yansız alel kuramı destekler mi?

Filogenetik sonuçlarda (bkz. Bölüm 2) moleküler verilerin kullanımı konusundaki tartışmaları tekrar hatırlayalım. Filogenetik sonuçlarda nükleotid ya da amino asit değişimleri türler arasındaki DNA dizi farklılıklarının sayısından iki şekilde kestirilebiliyordu. Birincisi, iki ya da daha fazla taksonunun ortak bir atadan ayrılmasından bu yana kadar olan taşıl kayıtlarına dayanarak bir ayarlamayla gerçek (*mutlak*) evrim hızı kestirilebilir (bkz. Şekil 2.13). İkincisi, farklı soyhatları arasındaki *göreceli* evrim hızı, bir dış-grubu temel alarak monofiletik bir gruptaki her bir üyede biriken farklılıkların miktarından basitçe tahmin edilebilir (bkz. Şekil 2.14).

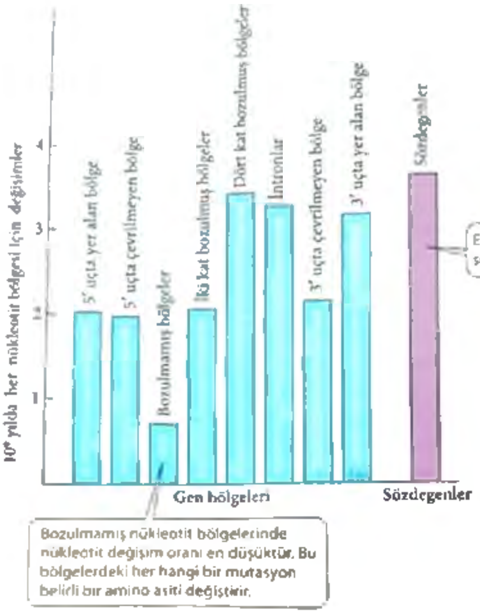
DNA dizisinin belirlenmesi moleküler evrim hızının belirlenmesi için bol miktarda veri sağladı. Bu veriler DNA dizi evriminin-hepsi olmasa da-çoğunun yansız olduğu konusunda delil oluşturdu. Birincisi, kemirgenlerinkine karşılık çeşitli insan genlerinde olduğu gibi, eşanlamlı değişimlerin hızı genellikle yer değiştirme şeklindeki değişikliklerin hızından daha büyüktür (Tablo 10.3). Yani, değişimler en sık olarak şifre sözcüklerinin (kodon) üçüncü-baz konumunda, en nadir de ikinci-baz konumunda meydana gelir. İkincisi, değişim oranı bir genin şifreleyici bölgelerindense intronlarında ve hatta sözdegenlerde, işlevsel genlerin dizisine akraba olan işlevsel olmayan genlerde daha yüksektir (Şekil 10.12). Üçüncüsü, histon genleri gibi bazı genler diğerlerinden çok daha yavaş evrimleşirler (Tablo 10.3). Çok yavaş değişen genlerin kesin işlevlerinden dolayı çok daha fazla korunduğu düşünülür. Bir peptid hormon olan insulin çarpıcı bir örnektir. İnsulin hormonu bir proinsulin zincirinin iki bölütünün (parçasının) birleşmesiyle ve üçüncü bölütün uzaklaştırılmasıyla oluşturulur. Görünüşe göre olgun insulin hormonu oluşumunda üçüncü segmentin rolü yoktur. Memeliler arasında, ortalama animo asit değişim oranı proinsulinin diğer kısımlarını kodlayan lokuslara göre C lokusunda 6 kat daha fazladır (Kimura 1983). Bu delillerin hepsi *evrim hızının, değiştiği zaman işlevi büyük olasılıkla en az etkileyecek olan ve bu nedenle, canlıların uyumunu en az değiştirecek olan DNA pozisyonunda en fazla* olduğunu gösterir. Bu sonuç, yansız alel kuram için güçlü bir destek oluşturur.

Yansız alel kuramının öngörülerinden biri, filetik gruplar arasında DNA dizileri evrimleşme hızının sabit olduğudur. Ancak, bu öngörü daha kuşkuludur: bazı durumlarda evrimleşme hızı sabittir, bazen de değildir. Örneğin, eşanlamlı değişimlerin hızının kemirgenler, maymunlar ve toynaklılara (koyun ve domuz gibi toynaklı memeliler)

TABLO 10.3 *Bazı protein kodlayan genlerde eşanlamlı ve eşanlamlı olmayan nükleotit değişimlerinin oranı. Bu oran insanlar ve çeşitli kemirgen türleri arasındaki farklılaşmadan hesaplanmıştır.*

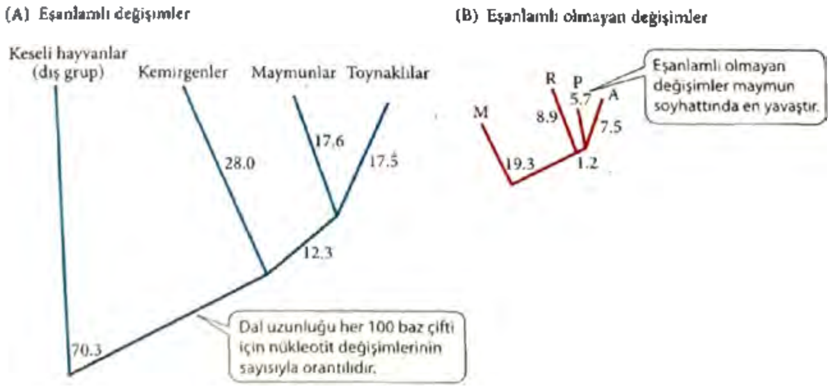
Gen	Karşılaştırılan baz çifti sayısı	Yer değşitirme oranı (eşanlamlı olmayan)[a]	Eş anlamlı nükleotid değişim oranı[a]
Histon 3	135	0.00 ± 0.00	4.52 ± 0.87
Histon 4	102	0.00 ± 0.00	3.94 ± 0.81
Ribozomal protein S17	134	0.06 ± 0.04	2.69 ± 0.53
Aktin α	376	0.01 ± 0.04	2.92 ± 0.34
İnsulin	51	0.20 ± 0.10	3.03 ± 1.02
İnsulin C peptidi	31	1.07 ± 0.37	4.78 ± 2.14
α-globin	141	0.56 ± 0.11	4.38 ± 0.77
β-globin	146	0.78 ± 0.14	2.58 ± 0.49
İmmünoglobulin κ	106	2.03 ± 0.30	5.56 ± 1.18
İnterferon γ	136	3.06 ± 0.37	5.50 ± 1.45
Gliseraldehit-3-fosfat-dehidrogenez	332	0.20 ± 0.04	2.30 ± 0.30
Laktat dehidrogenaz A	331	0.19 ± 0.04	4.06 ± 0.49

Kaynak: Li 1977'den alınmıştır.
[a]Oran 10^9 yıl için her bir nükleotit çifti başına değişimlerin sayısıdır. İnsanlar ve kemirgenler arasında ayrılmanın 80 milyon (8×10^7) yıl olduğu varsayılır.



Şekil 10.12 Farklı gen bölgelerinde ve sözdegenlerde insanlar ve kemirgenler arasındaki karşılaştırmalara dayanarak öngörülen ortalama değişim oranı. Bu sınıflar arasındaki moleküler evrim hızındaki farklılıklar yansız alel kuramı ile uyum içindedir. Eğer mutasyon eşanlamlı olmazsa, nükleotit pozisyonları bozulmaz; eğer bir başka nükleotit eşanlamlı olursa iki kat bozulur; başka üç nükleotitten her hangi birisi eşanlamlı olursa dört kat bozulma olur (bkz. Şekil 8.2) (Li 1997'den alınmıştır.)

öncülük yapan gruplarda yaklaşık olarak aynı olduğu söylenebilir (Şekil 10.13A). Bununla birlikte, eşanlamlı olmayan değişimler maymunlarda diğer iki sınıftan önemli derecede düşük bir hızda oluşmuştur ve kemirgenler en yüksek hızı göstermiştir (Şekil 10.13B). Tahminen yansız olan eşanlamlı değişimlerin kararlılığı toplam mutasyon hızının (u_T) bu soy hatlarında her bir birim zamanda aynı olduğu anlamına gelir. Eğer öyleyse, o zaman kemirgenlerdeki eşanlamlı olmayan değişimlerin yüksek oranı ya yararlı mutasyonların olumlu seçiliminden ya da geçerli toplum büyüklüğündeki azlıktan kaynaklanabilir. Geçerli toplum büyüklüğünün küçük olması gerçekte yansız olan mutasyonların bir kısmını zararlı hale getirecektir. Bu yüksek organizasyonlu taksonlar arasında DNA dizisinin evrimleşme hızı bakımından farklılıklarını gösteren pek çok örnekten sadece birisidir. Örneğin, Mitokondriyal DNA dizileri kaplumbağalarda diğer omurgalılardan daha yavaş evrimleşmiştir (Avise vd. 1992). DNA dizilerinin evrimleşme hızındaki çeşitliliğin nedenleri hala tam olarak anlaşılamamıştır.



Şekil 10.13 DNA dizilerinin evrim hızındaki sabitliği ve değişkenliği. Keseli hayvanlar (M), kemirgenler (R), maymunlar (P) ve toynaklılar (A) arasında 14 nükleer gen bakımından nükleotit değişimlerinin sayısı dal uzunluğuyla gösterilir. Dal uzunluğu her 100 baz çifti için nükleotit değişimlerinin sayısıyla orantılıdır. (A) Eşanlamlı değişimler maymunlara ya da toynaklılara öncülük eden soyhatlarıyla (12.3 + 17.6 = 29.9) karşılaştırıldığında, kemirgenlerde (28.0) daha yavaş meydana gelir. (B) Eşanlamlı olmayan değişimler, kemirgenler ve maymunların ortak atasından modern maymunları oluşturan soyhattı ile karşılaştırıldığı zaman (1.2 + 5.7 = 6.9) kemirgenlerde daha hızlı bir oranda (8.9) meydana gelir. Bu oran maymunlarda (5.7) toynaklılardan (7.5) daha düşüktür. Her iki şekilde, keseli hayvanlar dış gruptur ve bu dal boyunca nükleotit değişimleri keseli hayvanlara öncülük yapan soyhattı ve plasentalı memelilere öncülük yapan soyhattı arasındakilere bölünmez. (Easteal ve Collett 1994'den alınmıştır.)

Gen Akımı ve Genetik Sürüklenme

Toplumlar arasında alel sıklıkları bakımından çeşitliliğin bir ölçüsü de F_{ST}'dir (bkz. Bölüm 9). Toplumların bir alel ya da diğerinin sabitlenmesine doğru sürüklenme hızı geçerli toplum büyüklüğü, N_e (ya da basitçe N), ile ters orantılıdır. Bununla birlikte, sabitlenmeye doğru sürüklenme diğer toplumlardan m oranında gen akımıyla engellenir. Bu etkenler bir denge oluşturur. Kalıtsal sabitlenme indeksi (F_{ST}) aşağıdaki eşitlikten hesaplanabilir.

$$F_{ST} = \frac{1}{4Nm + 1}$$

N_m miktarı her bir kuşakta bir topluma başka bir toplumdan göçle gelen bireylerin sayısıdır. Eğer $m=1/(N)$ (örneğin, bir kuşakta, her bir toplumda sadece bir birey göçmendir) ise, o zaman N_m=1'dir ve $\hat{F}_{ST}$= 0.20 olur. Diğer bir deyişle, çok az miktardaki bir gen bile alel sıklıkları bakımından tüm birim toplumları oldukça benzer duruma getirebilir ve heterozigotluk yüksek kalır. Alel sıklıklarındaki çeşitlilikten F_{ST} tahmin edilebildiğinden, bu formülü toplumlar arasındaki gen akımı oranını dolaylı olarak kestirmemize olanak sağlayacak şekilde yeniden düzenleyebiliriz.

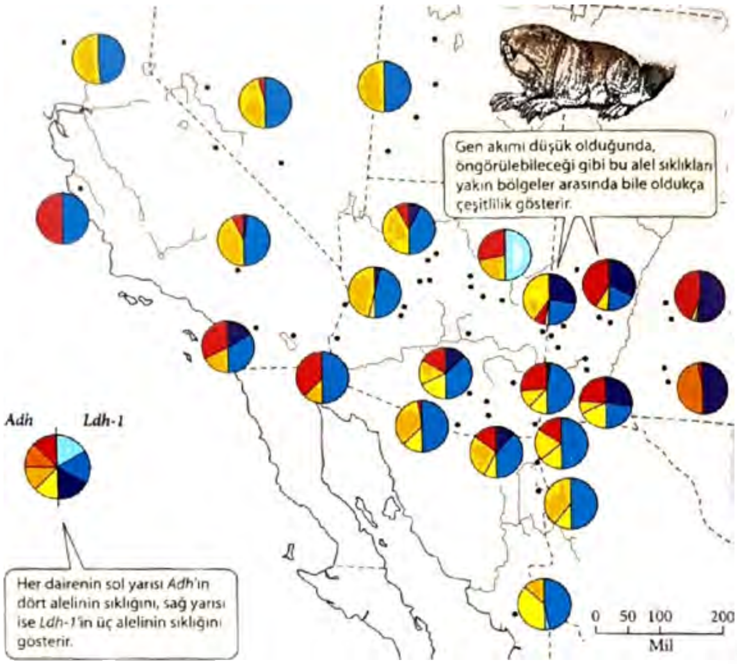
$$Nm = \frac{(1/F_{ST}) - 1}{4}$$

Gerçekten de, böyle dolaylı tahminler Bölüm 9'da tanımlandığı gibi gen akımının doğrudan tahmininden daha iyi sonuç verebilir. Çünkü doğrudan gözlemler genellikle uzak mesafeli göç olaylarını, nadir olarak meydana gelen büyük gen akımlarını ve belki toplumların yok olması ya da yeni koloniler oluşturması gibi nadir (ama olanaksız olmayan) oluşumları saptamak için yetersizdir (Slatkin 1995). F_{ST} değerini hesaplamak için incelediğimiz alellerin seçilim açısından yansız olduğu varsayımını yapmalıyız. (Eğer doğal seçilim farklı alanlarda farklı alellerin lehine olsaydı, F_{ST} değeri kullanılarak hesaplanan gen akımı tahmini gerçekteki değerinden daha düşük olacaktı. Eğer seçilim her yerde aynı alelin lehine olsaydı, o zaman da gen akımı tahmini daha yüksek olacaktı.) Bu varsayım, F_{ST} hesaplanan farklı lokuslar arasındaki uyum düzeyiyle değerlendirilebilir. Genetik sürüklenme ve gen akımı tüm lokusları aynı şekilde etkilerken, doğal seçilim farklı lokusları az çok bağımsız olarak etkiler. Bu nedenle, eğer pek çok polimorfik lokusun her biri aynı F_{ST} değerini verirse, büyük olasılıkla o doğal seçilim güçlü değildir. Alel sıklıklarının gen akımı ve genetik sürüklenme arasında bir dengeye ulaştığı varsayımını da yapmak gerekir. Örneğin, örnekleme bölgeleri yeni kolonileşmeye başlamışlarsa ve toplumların genetik sürüklenmeyle farklılaşması için henüz yeteri kadar zaman geçmemişse bu varsayım geçerli olmayabilir. Genetik benzerlikleri bizim gen akımı oranını yüksek tahmin etmemize neden olacaktır.

Avurdu keseli fare *Thomomys bottae* nadiren topraktan çıkan, oyuklar açan bir kemirgendir. Bu tür, renk ve diğer morfolojik özellikler bakımından bölgesel çeşitlilikleriyle ünlüdür. Bu çeşitlilikler taksonomistlerin 150'den fazla alt tür isimlendirmesine neden olmuştur. Üstelik, yerel toplumlar bilinen diğer memeli türlerinden farklı olarak kromozom şekli bakımından daha farklıdır. Bu tür coğrafi çeşitlilikler gen akımının nispeten düşük olduğunu gösterir. Gerçektende, Amerika'nın güney batısı ve Meksika'dan 50 bölgeden 825 örnek üzerinde 21 polimorfik enzim lokusu incelenmiş ve bu lokusların fazlaca coğrafik farklılaşma gösterdiği belirlenmiştir (Şekil 10.14). Elli toplumun tümü arasında, ortalama F_{ST} 0.412 (bu N_m=0.36 demektir), Arizona bölgesindekiler arasında 0.198 idi (N_m=1.01 demektir). Genetik olarak en farklı toplumlar coğrafi bakımdan çok uzak ya da geniş alanlara yayılmış uygun olmayan habitatlarla ayrılmış olan toplumlardı—her iki durum da gen akımını azaltacaktır; bununla birlikte, birbirlerine yakın yaşayan toplumlar bile çok farklıydı (Patton ve Yang 1977).

Gen ağaçları ve toplumun geçmişi

Bu bölümün başında, genetik sürüklenmenin prensiplerini açıklamış ve bir toplum içindeki genler şans sonucu zaman içinde yok olabileceği için, günümüzdeki bir toplumda mevcut olan tüm gen kopyalarının geçmişte bir zamanlar var olan bir gen kopyasından köken aldığını göstermiştik. Toplumlardaki genlerin soyağacı GEÇMİŞTE BİRLEŞİM (COALESCENT) KURAMI'nın temelini oluşturur. DNA dizi veri-



Şekil 10.14 Avurdu keseli fare (*Thomomys bottae*)'den sincabında iki elektroforetik lokusun alel sıklıklarındaki coğrafik çeşitlilik. Her bir dairenin sol yarısı *Adh*'ın dört alelinin sıklığını, sağ yarısı ise *Ldh-1*'in üç alelinin sıklığını gösterir. Gen akımı düşük olduğunda, öngörülebileceği gibi bu alel sıklıkları yakın bölgeler arasında bile oldukça çeşitlilik gösterir. (After Patton ve Yang 1977.)

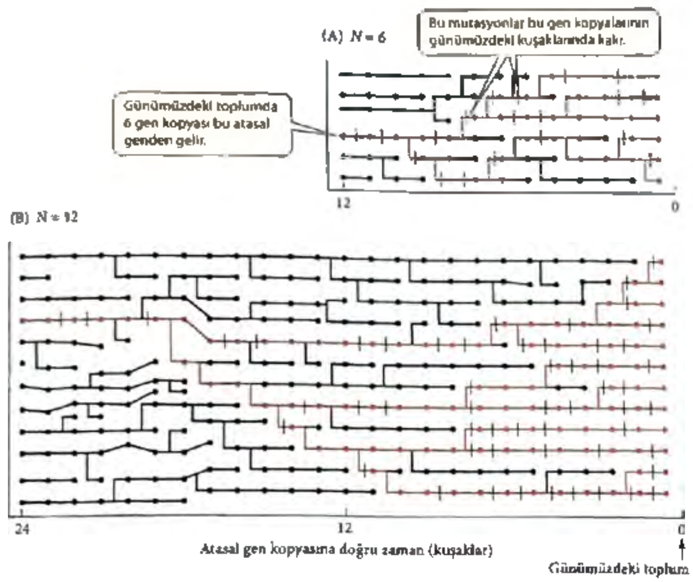
lerine uygulanan bu kuram toplumların yapısı ve geçerli toplum büyüklüğü (N_e) hakkında sonuçlara varmamıza olanak tanır (Hudson 1990). Yavrulayan bireylerin sayısı zaman içinde değişirse, N_e'nin yaklaşık olarak harmonik ortalamaya eşit olduğunu hatırlayalım. Bu ortalama ise toplumun yaşamış olduğu en küçük nüfus büyüklüğüne aritmetik ortalamadan daha yakındır. Örneğin, eğer toplum geçmişi boyunca çok az birey sayısına sahip olup, sonra çabucak sayısını artırırsa, N_e birey sayısının çok olduğu duruma yakındır ve bu değer geçmişte birleşim kuramından öngörülebilir.

Bir toplumun geçerli toplum büyüklüğü (N_e) küçüldükçe genetik sürüklenme çok daha çabuk etkisini göstereceği için, büyük bir toplumdaki gen kopyalarıyla karşılaştırıldığı zaman küçük bir toplumda mevcut gen kopyaları daha yakın bir ortak atadan türemiş olmalıdır (Şekil 10.15'deki A ve B kısımlarını karşılaştırınız). Yani, günümüzden geçmişe doğru bakarsak, büyük bir toplumdaki şu an mevcut olan genleri ortak atalarında birleştirmek uzun zaman alır. Matematiksel modeller, N_e sayıdan oluşmuş haploit bir toplumda tüm gen kopyalarının (t_{CA}) ortak bir ataya doğru ortalama birleşme zamanının $2N_e$ kuşak olduğunu ve diploit bir toplumda $t_{CA} = 4N_e$ kuşak olduğunu gösterir. Diploit bir toplumda, rastgele seçilen bir gen çifti kopyasının ortak atası $2N_e$ kuşak önce oluşmuştur. (Gerçekte haploit durumda olan ve sadece dişiler tarafından aktarılan mitokondri genleri için, $t_{CA} = N_e$ kuşaktır)

Eğer rastgele örneklenmiş iki gen kopyası t kuşak önce ortak bir ataya sahipse ve her bir kopya her kuşakta ortalama u hızında mutasyon geçirmişse, o zaman her bir gen kopyası ortak atadan bu yana $u \times t$ kadar mutasyon biriktirmiş olacaktır. Bu nedenle, onlar arasındaki baz çifti farklılıklarının beklenen sayısı (π), iki gen kopyası olduğu için, $2ut$ olacaktır. Buradan da $t = 2N_e$, $\pi = 4N_e u$ olur. Bu nedenle, *gen kopyaları arasındaki ortalama baz çifti farklılıkları miktarının büyük toplumlarda küçük olanlardan daha büyük olmasını bekleriz.* (Bu fark Şekil 10.15'te gen ağaçları üzerinde mutasyonları gösteren koyu noktalarla gösterilmiştir.) Hakikaten, eğer her bir baz çifti için mutasyon hızı (u) hakkında bir tahminimiz varsa, ve rastgele bir çift gen kopyası (π) arasında farklı olan bölgelerin ortalama oranını ölçersek, *geçerli toplum büyüklüğünü aşağıdaki formülle kestirebiliriz.*

$$N_e = \pi/4u$$

Mitokondri genleri için N_e'nin tahmini $N_e = \pi/u$ formülü kullanılarak yapılır.



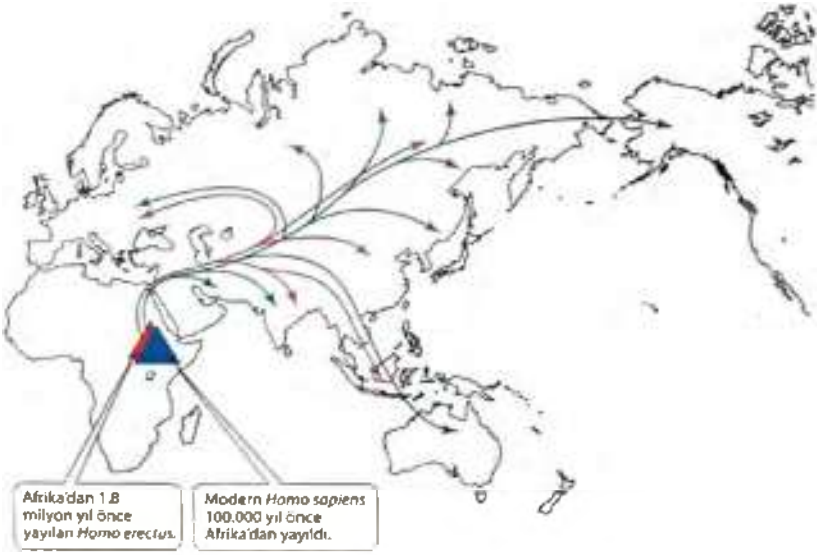
Şekil 10.15 Küçük bir toplumda (A) ve büyük bir toplumda (B) ortak ataya birleşme zamanı. Günümüzdeki toplumda var olan gen kopyaları kırmızı ile gösterilmiştir. Soyağaçları ortak atalarına birleşme noktasına kadar olan zamanı gösterir. Toplumdaki tüm gen kopyalarının ortak atalarına kestirilen birleşme zamanı N sayıda gen kopyasına sahip haploit bir toplum için $2N$ kuşaktır. Dik çizgi şeklindeki işaretler mutasyonları temsil eder ve her biri gende tek bir bölgede meydana gelir. Eğer birleşme zamanı çok uzun bir süreç ise gen kopyaları arasında daha fazla mutasyonlarla ilgili farklılıklar olması beklenir.

Günümüzdeki modern *Homo sapiens*'in orijini

Dünyanın dört bir yanından örneklenen toplumlarda insan mitokondriyal DNA'sının gen ağacı çıkarıldı. Mitokondrilerin kökeninin en çok Afrika kökenli mtDNA soy hattı ile içinde bazı Afrikalı ve tamamen Afrikalı olmayan haplotiplerin bulunduğu monofiletik bir grubun mtDNA soy hattı arasında olduğu bulundu (bkz. Şekil 6.17). Üstelik, Afrikalı olmayan haplotipler arasındaki nükleotid farklılıkları, ortalama olarak, Afrikalı haplotipler arasındakinden oldukça azdır. Bu ve bunun gibi başka verilerin "Afrika'dan yayılma" hipotezini desteklediğini Bölüm 6'da belirtmiştik. Bu hipoteze göre, dünyada Afrika dışında kalan bölgelerdeki insan toplumu oldukça yakın bir zamanda Afrika'dan yayılan görece küçük bir toplumdan köken almıştır. Afrika'dan yayılan bu küçük toplum geçmişte Avrupa'da bulunan *Homo sapiens* toplumları ile kayda değer miktarda gen alışverişinde bulunmamış ve onların yerini almıştır.

Yukarıda anlatılan kuram bu tip insan verilerine uygulanmıştır. mtDNA ile ilgili bazı çalışmalar hem Afrika kökenli hem de Afrika kökenli olmayan tüm insan mitokondriyal genlerinin t_{CA}=156,000 ile 250,000 yıl önce var olan ortak bir atasal genden köken aldığını göstermiştir (Vigilant vd. 1991; Horai vd. 1995; Ingman vd. 2000). Erkekler tarafından taşınan Y kromozomunun dizi analizi ve otozomal mikrosatellit lokusların analizleriyle benzer sonuçlara ulaşıldı (Hammer 1995; Goldstein vd. 1995). Elbetteki, bu o zamanki insan toplumlarının bir kadın ve bir erkekten oluştuğu anlamına gelmez; o zaman toplumda bulunan diğer tüm mitokondriler ve Y kromozomlarının gelecek kuşaklara aktarılamadığı ve zaman içinde onların kaybolduğu anlamına gelir.

Günümüzdeki birçok toplum birbirinden ayrılarak oluşmuştur. Tüm mitokondri genlerinin ya da Y-bağlı genlerin, geçmişteki ortak ataları, bu toplumlar birbirinden henüz ayrılmadan önce çoktan oluşmuştu. Afrika kökenli olmayan DNA dizilerini Afrika kökenli olanlardan ayıran mutasyonların miktarı bu toplumların ne zaman ayrıldığını kestirmemizi sağlar. mtDNA'dan elde edilen verilere dayanarak yapılan tahminler 40,000 yıl öncesiyle 143,000 yıl öncesi arasında değişir. Eğer büyük bölgesel insan toplumları bu bölgelerde yaşayan eski *Homo sapiens*'lerden köken almış olsaydı, bu yukarıdaki tahminlerden çok daha önceki bir zamanda gerçekleşmiş olmalıydı. Ancak, anatomik olarak modern *Homo sapiens*'lerin ilk kez yaklaşık 100,000 yıl önce Afrika'dan yayılarak oluştuğunu gösteren taşıllar ve arkeolojik kanıtlar mtDNA verileri ile uyum içindedir (Şekil 10.16).



Şekil 10.16 *Homo erectus* (kırmızı oklar) yaklaşık 1.8 milyon yıl önce Afrika'dan Avrupa ve Asya'ya yayıldı ve *H. Neanderthalensis* ve "geçmişteki ilk *H. sapiens*'e" evrimleşti. Ayrı bir tür olan günümüzdeki modern *H. sapiens*'in Afrika'da ortaya çıktığını ve oradan yaklaşık 100,000 yıl önce (mavi oklar) yayıldığını gösteren önemli kanıtlar vardır. Geçerli toplum büyüklüğü küçük olan, büyük olasılıkla 12,000'den daha küçük bir toplum Afrika'dan yayılmıştır. Aynı dönemde yaşayan ancak Afrikalı olmayan toplumların toplum içi ve toplumlar arası genetik çeşitliliğinin düşük düzeyde olmasında bu toplumun etkisi görülmektedir.

İnsan toplumunun geçmişten günümüze geçerli büyüklüğü konusunda tahminler oluşturabilmek için mutasyon hızının tahmini ile birlikte DNA dizilerindeki çeşitlilik (π) verileri kullanılarak çeşitli çalışmalar yapıldı. (bkz. Hammer 1995; Rogers 1995). Bu çalışmalar dünyadaki insan toplumlarının sadece 4,600 ile 11,200 kişilik geçerli üreme büyüklüğündeki toplumundan köken aldığı sonucunu ortaya çıkardı. Bu atasal bireyler Afrika'da oldukça sınırlı bir yayılım gösteriyorlardı. Eğer, öyle değil de, Avrupa ve Asya'da da yayılmış olsalardı, o zaman toplum yoğunluğu öyle düşecekti ki, birim toplumlar (deme), birleşik bir tür oluşturamayacaklardı. Üstelik, Afrika kökenli olmayan DNA dizileri arasındaki çeşitliliğin Afrika kökenli olanlar arasındaki çeşitlilikten daha düşük olması Afrika kökenli olmayan toplumun Afrika kökenli bir topluma göre daha az sayıda bireyden geliştiğini gösterir (Rogers ve Harpending 1992). Afrika'dan yayılan toplumların Avrupa ve Asya'daki toplumların yerine geçmesi hipotezinin genetik verilerin çoğuyla desteklendiği görülmektedir.

Özet

1. Canlının uyum başarısı bakımından etkileri çok az farklı olan ya da hiç farklı olmayan alellerin gen sıklığı (yansız aleller) rastgele dalgalanmalar gösterir. Rastgele genetik sürüklenme adı verilen bu süreç genetik çeşitliliği azaltır ve gen akımı ya da mutasyon gibi diğer olayların dikkate değer bir etkisi olmadıkça en sonunda rastgele bir alelin sabitlenmesine yol açar ve diğer alel kaybolur.
2. Farklı toplumlarda farklı aleller şans sonucu sabitlenir.
3. Her hangi bir zamanda, belirli bir alelin sıklığının gelecekte sabitlenme olasılığı alelin o anki sıklığına eşittir. Örneğin, N bireyden oluşan bir diploit toplumda yeni oluşan bir mutasyonun bir kopyası varsa, onun sıklığının 1'e sabitleme olasılığı $1/(2N)$'dir.
4. Bir toplumun geçerli büyüklüğü ne kadar küçük ise, rastgele genetik sürüklenme o kadar hızlı gerçekleşir. Belirli nedenlerden dolayı genellikle geçerli büyüklük gerçek toplum büyüklüğünden çok daha küçüktür.
5. Hem deneysel hem de doğal toplumlarda, bazı lokuslardaki alel sıklığının örüntüsü genetik sürüklenme kuramının öngörülerine uyar.
6. Genetik sürüklenme kuramı özellikle moleküler düzeydeki çeşitliliğe uygulanabilir. Yansız moleküler evrim kuramı, mutasyonların çoğu öldürücü olmasına karşın bir kısmının yararlı olduğunu, tür içinde ve türler arasındaki moleküler çeşitliliğin çoğunun seçilim açısından yansız olduğunu savunur. Mutasyonların yansız olan kısmı değişir: büyük oranda kuvvetli fonksiyonel kısıtlamaları olmayan proteinlerde ve yazılım göstermeyen DNA dizilerinde meydana gelir. Aynı şekilde, eşanlamlı nükleotid değişimleri eşanlamlı olmayanlardan (amino asit değişimi) daha fazladır.

7. Yansız alel kuramının öngördüğü gibi, eş anlamlı mutasyonlar ve daha az olan kısıtlanan genlerdeki mutasyonlar, işlevi etkileyen genlerdeki mutasyonlardan çok daha hızlı sabitlenir. Yansız alel kuramı, çok uzun zaman aralıkları boyunca belirli bir gen için baz değişimlerinin yaklaşık olarak sabit bir hızda ("moleküler saat"e temel olmak koşuluyla) meydana geleceğini iddia eder. Türler arasındaki farklılıklarla ölçülen bir değer olan moleküler evrim hızının eşanlamlı olan baz değişimleri için eşanlamlı olmayanlara göre hemen hemen daha sabit olduğu görülür.
8. Yansız olarak değişen lokuslarda, DNA dizileri arasındaki nükleotid farklılıklarının miktarı yeni mutasyonlardan dolayı zaman içinde artar. Ancak gen kopyalarının kaybına neden olan genetik sürüklenme genetik çeşitliliği azaltır. Bu etkenler dengelendiği zaman, DNA dizilerindeki çeşitlilik düzeyi dengeye ulaşır. Böylece, bir mutasyon hızı belirlenmişse, DNA dizilerindeki çeşitlilik düzeyi bir toplumun tarih boyunca geçerli büyüklüğünün (N_e) öngörülmesini sağlar.
9. Yukarıdaki ilkelerin insan genlerine uygulanması, insan toplumunun yaklaşık 10,000 ya da daha az ergin bireyden oluşan bir Afrika toplumundan türediği ve bu toplumdan ayrılan bazı kolonilerin 150,000 yıldan daha kısa bir süre önce Avrupa ve Asya'ya göç ettiği hipotezini destekler.

Terimler ve Kavramlar

birim toplum
dar boğaz
geçerli toplum büyüklüğü
geçmişte birleşim
genetik sürüklenme (=rastgele genetik sürüklenme)
gerçek olarak yansız mutasyon
işlevsel kısıtlama
kalıtsal sabitlenme (fiksasyon)
kurucu etkisi
metatoplum
moleküler evrimin yansız alel kuramı
örneklem hatası
rastgele yürüyüş
rastgelelik
uyumsal olmayan evrim
yansız alel (yansız mutasyon)
yansız mutasyon hızı

İleri Okuma Önerileri

D. Graur ve W.-H. Li tarafından yazılan *Fundamentals of molecular evolution* (Sinauer Associates, Sunderland, MA 2000) adlı kitap bu bölümde ele alınan konular hakkında öncü kitaplardan birisidir. Kitap ilgili pek çok diğer konuyu da kapsamaktadır. M. Kimura tarafından yazılan *The neutral theory of molecular evolution* (Cambridge University Press, Cambridge, 1983) adlı kitap biraz eski tarihli bir kitap olmasına rağmen yansız alel kuramı hakkında konunun en önemli mimarlarının görüşlerine geniş yer veren bir kitaptır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Diploit bir tür için, 100 birim toplumdan oluşmuş bir grup olduğunu, bu birim toplumların her birinin sabit 50 birey içerdiğini varsayalım. Başka bir 100 birim toplumluk grup olsun bunda da her birim toplum 100 bireyden oluşsun. (*a*) Eğer her bir birim toplumda A_1 ve A_2 gibi iki yansız alel varsa ve bunların sıklığı sırasıyla 0.4 ve 0.6 ise, her gruptaki birim toplumların büyük olasılıkla ne kadarı A_1 aleli bakımından, ne kadarı A_2 aleli bakımından sabitlenecektir? (*b*) Her bir birim toplumda bir yansız mutasyonun ortaya çıktığını varsayın. Her toplum büyüklüğünde yansız mutasyonun sabitlenme olasılığını hesaplayınız. Birim toplumların ne kadarında sabitlenmesini beklersiniz? (*c*) Eğer sabitlenme meydana gelirse, kaç kuşak sonra olmasını beklersiniz?
2. Yansız mutasyon hızının her bir gamette ortalama 10^{-9} baz çifti olduğunu varsayın. 2000 baz çiftlik bir gende kaç kuşak sonra 20 baz çifti değişiminin sabitlenmesini beklersiniz? A ve B türleri arasında bu gendeki baz çifti farklılıklarının sayısının 92, A ve C türleri arasında 49, B ve C türleri arasında da 91 olduğunu varsayalım. Her hangi bir soyda her hangi bir bölgede tekrarlı yer değiştirmelerin olmadığını varsayarak, filogenetik ağacı çiziniz, her bir kol boyunca meydana gelen sabitlenmelerin miktarını kestiriniz ve iki türleşme olayının her birinden bu yana kuşakların sayısını hesaplayınız.
3. Evrimle ilgilenen bazı biyologlar toplumlar ya da türler içindeki çeşitlilik ve onlar arasındaki farklılıkları açıklamak için yansız alel kuramının sıfır hipotezi olarak alınması gerektiğini savunmaktadır. Bu görüşe göre, eğer genetik sürüklenme verileri açıklamıyorsa, o zaman uyarlanma ve doğal seçilim yeğlenen açıklama olmalıdır. Doğal seçilimin türlerin özelliklerini şekillendirdiği konusunda çok fazla delil olduğu için, diğer

araştırmacılar seçilimin yeğlenen açıklama olması gerektiğini ve sorumluluğun yansız alel kuramının yandaşlarına yüklenmesi gerektiğini savunmaktadır. Yukarıdaki iki görüşten hangisi diğerinden daha inandırıcı olabilir?

4. Darwin'nin doğal seçilim yoluyla evrim kuramı hakkındaki bazı eleştirmenler doğal seçilim kavramının gereksiz tekrarlarla dolu olduğunu (yani "kısır döngü" olduğunu) iddia eder. Doğal seçilimin en uyumlunun yaşaması ilkesi olduğunu söylerler, ancak en uyumluları yaşayanlar olarak tanımlarlar. Bu yüzden kuramın kanıtlanması ya da çürütülmesinin yolu olmadığını söylerler. Bu bölümün içeriğine dayanarak bu açıklamanın tersini kanıtlayınız.
5. Bir türün coğrafi toplumları arasındaki gen akımı oranını öngörmek için gen ağaçları nasıl kullanılabilir? Yapılacak olan varsayımlar neler olmalıdır? (Bkz. Slatkin ve Madison 1989.)
6. Çeşitli araştırmacılar çeşitli türlerin toplumları arasındaki gen akımını (her kuşakta göçle gelen bireylerin ortalama sayısını) kestirmek için alozimler gibi genetik belirteçleri kullanırlar. Bir araştırmacı Brezilya'da uluyan maymunların açık alanlarla ayrılan orman parçaları arasındaki hareketini incelemek ister. Diğeri Ontario'daki göllerde yaşayan mink kurbağalarının toplumları arasındaki hareketi incelemeyi planlar. Üçüncüsü Ekvatora yakın olan Galápagos takımadalarının 17 büyük adasındaki çalı bülbülü ispinozlarını incelemeye niyetlenir. Geçerli bir gen akımı öngörüsü yapmak için, bu yaklaşım bu türlerden hangisi için en uygun yaklaşımdır ya da hangisi için daha az uygun bir yaklaşımdır? Niçin?

Doğal Seçilim ve Uyarlanma (Adaptasyon)

11

Doğal seçilim kuramı evrim kuramının ve türlerin kökeninin temel taşıdır. Bu kuram canlıların, yaşama ve üremeleri için onları donatan sayısız özelliklerini, uyarlanmalarını (adaptasyon) açıklar; türlerin ortak atalarından ayrılmasının ve böylece yaşamın sonsuz çeşitliliğinin nedenleriyle ilgili soruları yanıtlar. Doğal seçilim basit bir kavramdır, fakat bununla birlikte pek çok farklı ve bazen ustaca yollarla çalışır. Sadece üreme ve ölüm oranları hakkında bir ifade olmasına rağmen, doğal seçilim kuramı belki de biyolojideki en önemli fikirdir. Aynı zamanda insan düşünce tarihindeki en önemli fikirlerden biridir—filozof Daniel Dennett (1995)'in dediği gibi "Darwin'in tehlikeli fikri"—ki bu düşünce doğaüstü, her şeye kadir bir tasarımcının yardımı olmaksızın canlılar dünyasının görünen tasarımını açıklar.



Bir uyarlanmaya uyum sağlama Erkek tungara kurbağaları (*Physalaemus pustulosus*) dişi kurbağalara sinyal vermek için özel bir seslendirme evrimleştirmişlerdir: bu uyarlanma eşlerin çekilmesinde yardımcı olur. Ne yazık ki kurbağa için, avcı yarasa *Trachops cirrhosus* kurbağanın çiftleşme sinyallerini yiyecek bulmada için kullanır. (Foto Merlin Tuttle/BCI/Photo Researchers, Inc.)

Bir uyarlanma, canlıların yaşamasını ve üremesini diğer özellik seçeneklerine, özellikle uyarlanmanın evrimleştiği toplumdaki atasal duruma göre arttıran bir özelliktir.



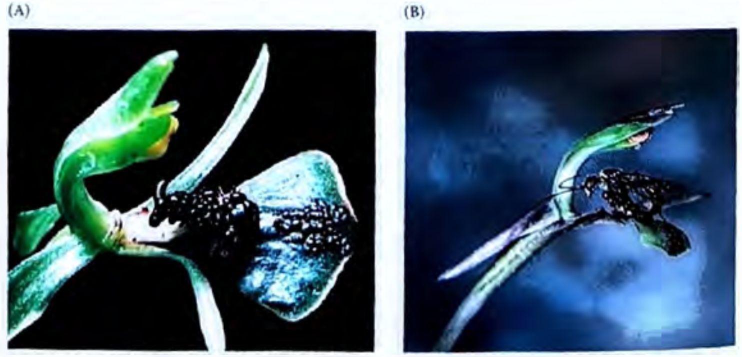
Şekil 11.1 Tropik Amerika ormanlarında aroid sarmaşık *Monstrea tenuis* (Araceae). Sarmaşık *Monstrea tenuis*'in yapraklarının farklı şekilleri. Ağaç gövdesine yapışmış küçük ince yapraklar geçiş yapraklarıyla yerden çok yüksekteki ergin yaprakların oluşmasına yol açar. Ergin yapraklar çok daha büyük, derin parçalı ve uzun saplar üzerinde bulunan yapraklardır. (Lee ve Richards 1991'den)

Doğal seçilim uyarlanmaların evrimine neden olduğu bilinen tek mekanizmadır, pek çok biyolog uyarlanmayı yalın bir şekilde doğal seçilim ile evrimleşmiş bir özellik olarak tanımlar. "Uyarlanma" sözcüğü aynı zamanda bir toplumun bireylerinin yaşama ve üremesini etkileyen bir özellikteki değişim yoluyla çevrelerinin bazı özelliklerine daha uyumlu hale getiren işlemle ilgilidir. Diğer taraftan bu tanımlar, uyarlanmaların (ya da uyarlanma sürecinin) nasıl tanımlanması ya da ölçülmesi konusunun karmaşıklığını tamamıyla kapsamamaktadır. Bu karmaşıklıkların bazılarına bu bölümde değineceğiz.

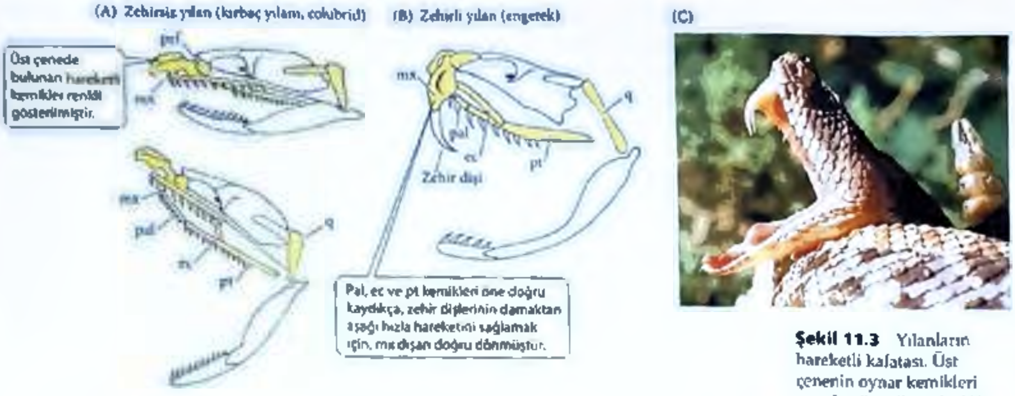
Uyarlanmalar İşbaşında: Bazı Örnekler

Dört çarpıcı örneği gözden geçirerek uyarlanmalar hakkında birkaç önemli noktayı belirleyebiliriz.

- Pek çoğu doğal olarak tropik ormanlarda yaşayan *Philodendron* ve diğer aroidler (Araceae familyasının üyeleri) aşina olduğumuz, evlerde görülen süs bitkileridir. Çoğu sarılgandır. Bazı aroidlerde, büyüme uçları, bitkilerin çoğunda olduğu gibi ışığa doğru değil de genç bitki çevresindeki karanlık bölgelere doğru büyür. Bu strateji onu sıklıkla üzerinde yukarı doğru büyüyeceği bir ağaç gövdesine getirir (bkz. Şekil 3.19). Gövdeye sımsıkı sarılan kısım boyunca üretilen yapraklar yassıdır ve ağacın gövdesine sımsıkı yapışıktır, oysa yerden yüksekteki daha aydınlık kısımlarda üretilen yapraklar şekil bakımından tamamen farklıdır ve uzun saplar üzerinde bulunduklarından daha çok ışık alırlar (Şekil 11.1). Böylece gelişimsel süreç uyumsaldır: farklı aşamalarda, farklı koşullara uyabilen, farklı fenotipler üreterek çevreye yanıt verir. Bu örnek aynı zamanda hayvanlarda olduğu gibi bitkilerde de uyarlanmaların bulunduğunu açıkça göstermektedir. Darwin için, bu önemli bir noktaydı, çünkü hayvanların anababanın davranışları sonucu değiştirilmiş özellikleri kalıtladıklarını savunan Lamark'ın kuramı bitkilerin uyarlanmalarını açıklayamaz.
- 18,000-25.000 orkide türünün çoğu olağanüstü yaprak yapısı çeşitlerine ve şaşırtıcı tozlaşma mekanizmalarına sahiptirler. Şekil 11.2 daha harikulade örneklerden birini göstermektedir: sözde çiftleşmeyle ilgili tozlaşma. Yaprağın bir kısmı bir dişi böcek gibi görünecek şekilde değişmiş, ve orkide türüne bağlı olarak çiçek, dişi arı, sinek ya da thynnine yaban arısı dişisinin çekici eşey feromonunu taklit eden bir koku yayar. Bir erkek böcek olarak çiçekle "eşleşir", polen tanı tanına böceğin vücudunun o kısmına bulaşır ve çiçekten alınan polen ziyaret edilen bir sonraki çiçeğin tepeciğine bırakılır. İki nokta değinmeye değer: Bir, çiçek şekli ve kokusu yaşarlılığı değil de üremeyi arttıracak uyarlanmalardır. İkincisi, bitki üremeyi başka bir canlıyı kandırma ile ya da kendi yararına kullanma ile başarmaktadır; böcek çiçekle olan ilişkisinden hiçbir şey kazanmaz.



Şekil 11.2 Yalancı çiftleşme tozlaşması. (A) Bir Avustralya orkidesi, *Chiloglottis formicifera*, erkek thynin yaban arılarını koku ve çiçeğin dil kepçesindeki koyu renk böcek benzeri yapısıyla kendine çeker. (B) Bir erkek yaban arısı çiçekle çiftleşmeyi denediğinde, çiçeği tozlaştırır. (Fotoğraflar W. P. Stoutamire'e aittir. W. P. Stoutamire ve R. L. Dressler izniyle).



Şekil 11.3 Yılanların hareketli kafatası. Üst çenenin oynar kemikleri sarıyla gösterilmiştir. (A) Zehirsiz bir yılanın kapalı duran (üstte) ve açık duran çenesi (altta). (B) Zehirli yılanın kafatası (engerek) (C) Saldırmaya hazır bir kırmızı elmassırtlı çıngıraklı yılan (*Crotalus ruber*). (A ve B Porter 1972; C © Tom McHugh / Photo Researchers, Inc.)

- Karasal omurgalıların çoğunda, kafatası kemikleri oldukça sıkı bir şekilde birbiriyle kenetlenmiştir, oysa yılanlarda kenetlenme gevşektir. Yılanların çoğu kendi başlarından çok daha büyük olan avlarını onları şaşırtıcı bir beceriklilikle evirip çevirerek yutabilirler. Bunu, avlarını karmaşık yapılı kasların işlettiği levhalar ve destekleri olarak işlev gören ve bağımsız hareket eden kemikler üzerinde bulunan içe bükülü dişleri olan yemek borusuna çekerek başarırlar. Alt çene kemikleri (mandibullar) uzun, hareketli ve aşağıya doğru çevrilebilen bir kuadrat kemiğine eklemlenir, böylece çene kemikleri (mandibüller) kafatasından ayrılırlar ve ağız açıklığını çok fazla arttırırlar (Şekil 11.3A). İki mandibülün ön uçları kaynaşmamış (hemen hemen diğer tüm omurgalılarda olduğu gibi), fakat esnek bir bağ ile birleşmişlerdir. Mandibuller avı yakalamak için öne doğru birbirlerinden bağımsız olarak hareket ederler ve sonra yemi boğazda daha içeri getirmek için geri çekilirler. Aynı şekilde, kafatasında asılı olan ve diş içeren maksilla kemikleri ve bir seri diğer kemik ve kaslarla ileri-geri hareket eder. Bu sistem engereklerde ve diğer çıngıraklı yılanlarda daha çok gelişmiştir, bunlarda maksilla kısadır ve sadece uzun, içi boş zehir dişi taşır ve buna büyük zehir bezinden (değişikliğe uğramış tükürük bezi) uzanan bir kanal birleşir. Zehir dişi ağız kapalıyken üst damağa karşı durur. Yılan ağzını açtığında zehirsiz yılanlarda maksillayı hareket ettiren aynı kaldıraç sistemi maksillayı 90 derece döndürür (Şekil 11.3B). Böylece zehir dişi tamamen dikilir ve ağzın sınırından epeyce dışarı çıkar. Yılan kafatasları bir mühendisin kolaylıkla çözümleyebileceği biçimde tasarlanmış karmaşık mekanizmalardır. Bu özellikleri diğer sürüngenlerde bulunan aynı kemiklerin değişmesiyle elde edilmiştir.

- Bir çok hayvan türü işbirliği davranışı geliştirmiştir, ancak bazı sosyal böceklerde bu uç noktaya varır. Örneğin, bir karınca kolonisinde, bir ya da bir kaç döllenmiş ana, bir çok kısır dişi ve işçi bulunur. Avustralya'daki ağaçta yaşayan yaprak ören karıncalar (genus *Oecophylla*) pek çok işçi karıncanın karmaşık bir şekilde düzenlenmiş işiyle canlı yapraklardan yuva inşa ederler. Bu karınca grupları, birbirlerine tutunurken aynı zamanda mandi-



Şekil 11.4 Dokumacı karıncalar (*Oecophylla*) yuva inşa ederken. Oluşan işçi karınca zincirlerinde her karınca diğerinin belini altçeneleriyle kavrayarak yaprakları hep birlikte çekiyor (Hölldobler ve Wilson'un fotoğrafları 1983, Bert Höllbobler'in izniyle.)

bülleriyle bir yaprak tutarak yaprakları birbirine çekerler (Şekil 11.4). Bazen bir kaç karınca uzak yaprak uçlarını çekmek için yardımlaşarak bir zincir oluşturur. Larva taşıyan diğer işçilerin yardımıyla yapraklar birbirine tutturulur. Bu larvalar işçinin anteniyle uyarıldığında labial bezlerinden ipek salgılar (ergin karıncalar ipek salgılayamazlar). İşçiler larvaları yaprak uçları arasında ileri geri hareket ettirerek yaprakları bir arada tutan ipek iplikçikleri oluştururlar. Pupalaşmak için ipek koza yapan diğer karınca larvalarının aksine, Oecophylla larvaları sadece işçiler tarafından yukarıdaki şekilde kullanılacaksa ipek üretirler. Genlerle belirlenen bu davranışlar, kısır oldukları için yuvadaki işleri yapan işçi karıncaların üreme başarısını arttırmaktan çok, yavruları, işçileri, üreyebilen dişi bireyleri ve erkekleri içeren ana karıncaların üreme başarısını arttıran bir uyarlanmalardır. Bazı türlerde bireylerin aynı türün diğer bazı üyelerinin yararına olan özellikleri vardır. Bu özelliklerin nasıl evrimleştikleri özel bir ilgi konusudur.

Doğal Seçilimin Doğası

Tasarım ve mekanizma

Uyarlanmaların çoğu karmaşıktır ve çoğu *tasarım* görüntüsündedir,—yani, yaşama ve üreme başarısını arttırmaya yararlı olabilecek büyüme, beslenme, ya da tozlaşma gibi bazı *işlevlerin* üstesinden gelmek için oluşturulmuş ya da düzenlenmişlerdir. Örneğin, bu bölümün giriş sayfasındaki fotoğrafta yarasanın kanatları uçma için "tasarlanmıştır". Cansız doğada, bunun benzeri hiçbir şey görmüyoruz —örneğin erozyonun dağları şekillendirmek için tasarlanmış bir süreç olduğunu düşünmezdik.

Canlı uyarlanmalarının açık işlevi ve karmaşıklığı, fiziksel kuvvetlerin rasgele işlemesinden ortaya çıkamaz. Yüzlerce yıl boyunca, uyumsal tasarımın yalnızca bir akıllı tasarımcı ile açıklanabileceğine inanılmıştır; gerçekten, bu "tasarım görüşü" tanrının varlığının en güçlü kanıtlarından biri olarak düşünülmüştür. Örneğin, peder William Paley *Natural Theology*'de (1802) bir saatin karmaşıklığı zeki, amaçlı bir saatçinin varlığını kanıtladığını yazmıştır. Buna göre canlı doğanın her yönü, örneğin insan gözü, "saatte bulunan mekanizma tasarımının her belirtisi"ni, gösterir ve ayni şekilde, bir Tasarımcısının var olmuş olması gerekmektedir.

Doğaüstü süreçler bilimin konusu olamazlar, buna göre Darwin tamamen doğal, materyalist seçeneği, tasarım tartışmasına karşı seçenek olarak sunduğu zaman, yalnız ilahiyat ve felsefenin temellerini sarsmamış, aynı zamanda yaşamın (canlılığın) her yönünün araştırılmasını bilimin alanına getirmiştir. Akıllı tasarımın seçeneği bütünüyle aklın yönetmediği doğal seçilim sürecidir. Buna göre, yaşayabilirliği ya da üremeyi arttıran çeşitliliğe sahip canlılar, daha az uyumla donatılmış olup daha az düzeyde yaşayabilirlik ve üreme yetisine sahip bireylerin yerine geçerler. Bu sürecin erozyonun kanyonları oluşturma amacından daha fazla amacı olamaz, *gelecek şimdiki zamanda nesnel oluşumlara neden olamaz.*

Bu nedenle amaç ya da hedef kavramlarının biyolojide yeri yoktur (ne de diğer doğa bilimlerinin herhangi birinde). Darwin ve çağdaş (modern) evrim kuramına göre, dokumacı karıncanın davranışı tasarım görüntüsüne sahiptir, çünkü bir atasal karınca türünün davranışını yöneten birçok rastlantısal genetik çeşitliliğin arasında, *Oecophylla*'nın gösterdiği davranış belirli ekolojik koşullarda yaşama ve üreme şansını arttırmıştır.

Uyumsal biyolojik süreçler hedef içeriyor görünebilirler: dokumacı karıncalar bir yuva inşa etme hedefleri varmış gibi davranırlar; bir Arum bitkisinin yaprağı uygun bir şekil almaya doğru gelişir ve o şekle ulaşıldığında gelişmesini durdurur. Böyle özellikleri kabaca hedefleri vurgulayan TELEOLOJİK (erekbilimsel) ifadelerle anlatabiliriz (örn., "sınavı *geçmek için* çalıştı"). Fakat bir Arum yaprağını şekillendiren hücre bölünmelerinde ya da, söyleyebildiğimiz kadarıyla, dokuyucu karıncaların davranışında geleceğin bilinçli sezgisi olmaz. Aksine, görünen amaca-yönlendirilmişlik bir süreci kontrol eden bir programın (DNA dizilerinde bulunan şifrelenmiş ya da önceden düzenlenmiş bilgi) çalışması nedeniyledir (Mayr 1988). Aynı şekilde bir program bilgisayar yongasında bulunur, fakat bu program bir akıllı ta-

sarımcı tarafından şekillendirilmişken, DNA'daki bilgi doğal seçilimin tarihsel bir süreci ile şekillendirilmiştir. Modern biyoloji canlıların gelişimini, fizyolojisini ve davranışını programlanmış komutlar ve çevresel koşulların etkileşimi sonucunda ortaya çıkan, tamamen mekanik işlemlerin sonucu olarak görür.

Doğal seçilimin tanımlamaları

Doğal seçilimin önerilen pek çok tanımlaması vardır (Endler 1986). Bizim amaçlarımız için, doğal seçilimi *biyolojik varlıkların farklı fenotipik grupları arasında kararlı herhangi bir uyum başarısı farklılığı* olarak tanımlayacağız. Bu tanımlamayı daha ayrıntılı olarak inceleyelim.

Çoğu zaman **üreme başarısı** olarak adlandırılan bir biyolojik varlığın uyum başarısı, birey başına ortalama sayısal artış hızıdır. Canlıların ya da genotiplerin arasında doğal seçilimden söz ettiğimiz zaman, uyum başarısının ögeleri genellikle şunları içerir: (1) üreme çağına kadar yaşama olasılığı, (2) dişi bireyin ürettiği ortalama yavru (örn. yumurtalar, tohumlar) sayısı ve (3) erkeğin işlevi yoluyla üretilen ortalama yavru döl sayısı. Yaşayabilirlik üreme için bir önkoşul olduğundan "üreme başarısı"nda da aynı bileşenler vardır.

Eş bulma için çekişmenin sonucu olarak yavru sayısındaki çeşitlilik bazı yazarlarca doğal seçilimden ayırmak üzere genellikle **eşeysel seçilim** olarak anılır. Burada eşeysel seçilimi, daha yaygın bir uygulama olarak doğal seçilimin bir çeşidi olarak ele alacağız.

Uyum başarısı teriminin tanımına yaşayabilirlik olasılığı ve ortalama yavru sayısı dahil olduğu için ve bu kavramlar yalnızca olay ya da nesne gruplarına uygulanabildiği için uyum başarısı, belli bir genotipteki bütün bireyler gibi benzer varlıkların kümeleri için tanımlanır. Şayet genotiplerin üreme başarılarının ortalamaları arasında fark varsa doğal seçilim vardır. Üreme geçmişi ve yaşayabilirlik şansa bağlı olarak, bilinemeyen düzeyde etkilenmiş olabileceği için tek bir bireyin uyumundan söz etmek anlamlı değildir.

Bireyler arasında yaşayabilirlik ve üreme farklılıkları vardır, fakat canlı düzeyin altında da, kalıtlar (genler) arasında, ve canlı düzeyinin üzerinde, toplumlar ve türler arasında da farklılıklar vardır. Başka bir deyişle, farklı biyolojik varlıklar uyum başarısı bakımından çeşitlilik gösterirler, bu nedenle farklı seçilim düzeyleri ortaya çıkar. Genellikle genlerin, genotip ya da fenotip bakımından farklı bireyler, bir türün toplumları ve türlerin seçilim düzeyleri tartışılmaktadır. Bunlardan bireyler arası seçilim (birey seçilimi) ve genler arası seçilim (gen seçilimi) çok önemlidir.

Doğal seçilim, ancak farklı canlı varlık sınıfları, uyum başarısı bileşenlerini etkileyen bir ya da daha fazla özellik bakımından farklıysa var olabilir. Evrimsel biyologlar, doğal seçilimin tanımı bu farklılıkların kalıtsal (örn., genetik temeli olması) olmasını gerektirmeli midir, değil midir konusunda farklı görüştedirler. Biz, canlı bireyler arası seçilimi fenotipler arasındaki kararlı bir uyum başarısı farklılığı olarak tanımlayanların (örn., Lande ve Arnold 1983) konumunu benimseyeceğiz. Uyum başarısındaki bu çeşitliliğin sonraki kuşaklarda genotip sıklıklarını değiştirip değiştirmediğine, fenotiplerin nasıl kalıtlandığına ve kalıtlanıp kalıtlanmadığına bağlıdır—fakat bu seçilim sürecini değil de *seçilime yanıtı* belirler. Fenotipik bakış açısını benimsemiş olmamıza rağmen hemen hemen daima kalıtlanabilen fenotipler arası doğal seçilimi tartışacağız, çünkü doğal seçilim nadiren kalıtım olmaksızın kalıcı bir evrimsel etkiye sahiptir.

Son olarak, tanımımıza göre, doğal seçilim uyum başarısında çeşitlilik olduğu her zaman vardır. Doğal seçilim dışsal bir kuvvet ya da etmen değildir ve kesinlikle bir amaca yönelik değildir. Genler, canlılar ya da toplumlar arasında gözlenen üreme başarısındaki istatistiksel farklılıklar için bir isimden başka bir şey değildir.

Doğal seçilim ve şans

Bir toplumda eğer yansız (nötral) bir alel rasgele genetik sürüklenmeyle (bkz. Bölüm 10) bir diğerinin yerini alırsa o toplumda o aleli taşıyanlar diğer aleli taşıyan-

lardan daha büyük artış hızına sahip olmuşlardır. Buna karşın, genotipler *kararlı* bir biçimde uyum başarısı farklılığı göstermedikleri için doğal seçilim gerçekleşmemiştir: diğer alel sadece toplumda sayıca artış gösterebilmiştir. Aleller arasında *ortalama* farklılık yoktur, birinin diğerine göre artışında *önyargı* yoktur. Uyum başarısı farklılıkları, tersine, *ortalama* farklılıklardır, *yanlılardır*, üreme başarısındaki *olasılık* farklılıklarıdır. Kuşkusuz bu, daha uyumlu bir genotipten (ya da fenotip) tüm bireylerin hayatta kalıp verimli üredikleri, uyumsuz bir genotipin tüm bireylerinin yok olduğu anlamına gelmez; yaşama ve üremede fenotip farklılıklarından bağımsız diğer bir deyişle fenotiplere göre rasgele olarak kimi çeşitlilikler ortaya çıkar. Ancak doğal seçilim biyolojik varlıklar arasındaki artış hızlarının farklılığında yatar. *Doğal seçilim şansın karşıtıdır...*

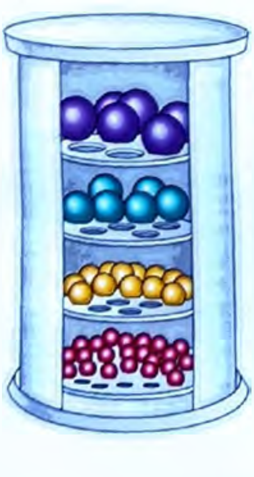
Eğer uyum başarısı ve doğal seçilim, kararlı, ya da ortalama farklılıklarla tanımlanırsa bu durumda iki *birey* arasındaki üreme başarısı farklılığının şansa mı yoksa uyum başarısındaki farka mı bağlı olduğunu söyleyemeyiz. İkizlerden birini yıldırım çarptığı için uyum başarısının diğerine göre daha az olduğunu (Sober 1984), ya da hiç çocuğu olmayan Rus bestecisi Çaykovski'nin genotipinin çok çocuğu olan Johan Sebastian Bach'ın genotipinden daha az uyum başarısına sahip olduğunu söyleyemeyiz. Kalıtsal değişimlerin, rasgele genetik sürüklemeden değil de, doğal seçilim sonucu oluştuğunu eğer sadece çok sayıda benzer toplumda kararlı, rasgele olmayan değişimleri gözlersek, ya da her fenotipten birçok bireyi ölçtüğümüzde üreme başarısında ortalama bir fark görürsek düşünebiliriz.

Nesnenin seçilimi ve özellik için seçilim

Şekil 11.5'de resmedilen çocuk oyuncağında, çeşitli boyutlardaki toplar üst bölmeye yerleştirildikleri zaman deliklerden alt bölmelere düşer, her bölmedeki delikler bir üsttekinden daha küçüktür. Eğer oyuncaktaki en küçük toplar kırmızı ve daha büyükler ise tüm diğer renkleri temsil ediyorsa oyuncak küçük, kırmızı topları seçecektir. Böylece *nesnelerin seçiliminden özellikler için seçilimi* ayırt etmeliyiz. Toplar, küçük boyutları nedeniyle "küçük boyut" özellikleri için seçildiler. Renkleri için, ya da renklerinden dolayı seçilmediler; bununla birlikte, burada kırmızı topların seçilimi vardır. Doğal seçilim benzer şekilde bazı vücut büyüklüğü, çiftleşme davranışı, ya da bir başka özellik *için* seçilim yapan bir elek olarak düşünülebilir. Burada bu özelliklerle bağlantılı diğer özelliklerin seçilimi rastgele olabilir.

Bu noktanın önemi şudur: bir özelliğin işlevinden söz ettiğimiz zaman, bir özelliğin kendisi için değil, o özelliğe sahip canlıların ve bunu programlayan genlerin doğal seçilime uğramış olduğunu ima ediyoruz. O özelliğin, onu taşıyanların daha yüksek uyum başarısına neden olduğunu varsayıyoruz. Fakat o özelliğin başka etkileri ya da onun işlevinden bağımsız sonuçları olabilir ve bunlar için seçilim olmamıştır. Örneğin, ilk insansılarda diğer parmaklarla karşı karşıya gelebilen başparmak ve el parmaklarında el becerisi için seçilim vardı ve bunun rastlantısal sonucuyla milyonlarca yıl sonra piyano çalabiliyoruz. Aynı şekilde, bir balık türü kendisini avcılara karşı daha az görülebilen renklenme için seçilmiş olabilir. Sonuç olarak renklenmenin *işlevi* avcılardan kaçınmadır. Bu evrimsel değişimin etkisi toplumun daha düşük yok olma olasılığına sahip olmasıdır. Fakat *yok olmaktan kaçınma renklenmenin evriminin nedeni* değildir.

Şekil 11.5 Büyüklüğü üstten alta gittikçe azalan deliklerle bilyeleri büyüklüklerine göre seçen bir çocuk oyuncağı. Bu durumda kırmızı bilyeler yararına bir doğal seçilim olmuş oluyor.

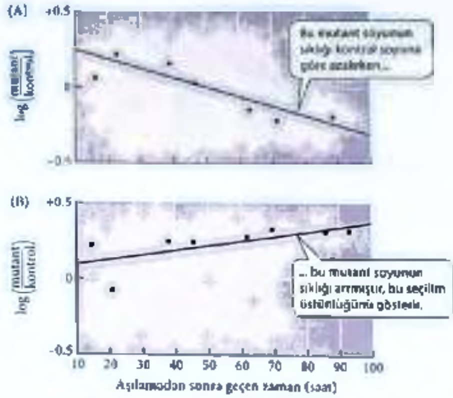


Doğal Seçilim ile İlgili Deneysel Çalışmalar

Yukarıda sözü edilen oldukça soyut noktaları birkaç doğal seçilim çalışmasını sunarak aydınlatabiliriz. Bu örnekler aynı zamanda doğal seçilimin kontrollü deneylerde nasıl çalışılabileceğini göstermektedir.

Bakteri toplumları

Bakteri ve diğer mikroplar sayılarının çok hızlı artması özelliklerinden dolayı deneysel evrim çalışmaları için yararlıdır. Anthony Dean vd. (1986) bir yabanıl *Escherichia coli* soyu ile yabanıl soydan sadece laktozu parçalayan β–galaktozidaz en-



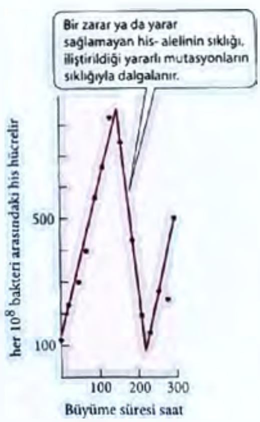
Şekil 11.6 Laboratuar ortamındaki *Escherichia coli* topluluğunda bulunan β-Galaktozidaz geni üzerinde meydana gelen mutasyonlara etkiyen doğal seçilim, laboratuar ortamındaki toplum laktoz ile beslenmiştir. Her seferinde, mutasyon içeren soy, yabanıl aleli taşıyan bir soyla çekişmiştir. Toplumların her biri aynı genotipten eşit sayıda hücreyle deneye başlatılmıştır; örneğin, log (mutant/kontrol oranı) başlangıçta sıfıra eşitti. Seçilim olmadan, log oranında değişim beklenmemektedir. (A) Bir mutant soyun sıklığında azalma olmuştur, seçilim zararını gösterir. (B) Başka bir mutant soyun sıklığında artma görülmüştür ki bu seçilim yararını gösterir (Dean vd. 1986'dan)

zimini kodlayan gendeki mutasyonlar bakımından farklı olan birkaç soyun her biri arasındaki çekişmeyi çalışmışlardır. Her biri yabanıl tip ve bir mutanttan oluşan genotip çiftleri enerji kaynağı sadece laktoz olan kaplarda birlikte yetiştirildiler. Toplumlar çok büyük olduğundan genotip sıklıklarındaki değişimler sadece genetik sürüklenme ile neredeyse görülemeyecek kadar yavaş olacaktı. Gerçekten, bazı toplumlarda mutantın yabanıl tipe oranı birçok kuşak boyunca değişmedi. Bu durum mutasyonların seçilim bakımından yansız olduğunu göstermektedir. Fakat, anlaşılan düşük enzim aktivitesinden dolayı uyum başarısı yabanıl tipten düşük olan bir mutant soyun sıklığı azaldı. Yabanıl tipe göre daha yüksek enzim aktivitesine sahip, olan yabanıl tipten daha büyük bir artma hızı gösteren bir diğer mutant soyun sıklığı arttı (Şekil 11.6).

Bu deney doğal seçilimin özünü ifade eder: öngörüsü, amacı, hedefi olmayan tamamen aklın yönetmediği bir yöntemdir. Daha yüksek ortalama laktoz metabolize etme yeteneği olan bir bakteri toplumunun evrimi sonucu uyarlanma fenotipik bir farklılığın (enzim aktivitesi) neden olduğu üreme hızındaki farklılıktan doğmuştur.

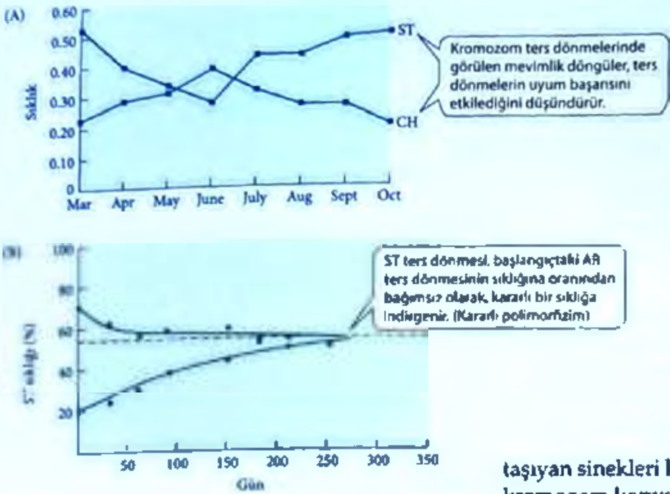
Bakterilerle ilgili bir diğer deney "bir şeyin seçilimi" ve "bir şey için seçilim" arasındaki farkı göstermektedir. *E. coli*'de, yabanıl-tip alel his^+ temel bir amino asit olan histidin sentezleyen bir enzimi kodlar, oysa his^- alelleri işlevsizdir. Bu mutant aleller histidin ilaveli ortamda hücreler sayıca artacağı için seçilim açısından yansız alellerdir. Atwood vd. (1951) histidin ilaveli deney kültürlerinde her birkaç yüz kuşakta alel sıklıklarının hızlı ve güçlü değişimini şaşkınlıkla gözlediler (Şekil 11.7). Bu araştırıcılar *his* alellerinin diğer lokuslardaki yararlı mutasyonlarla otostop yaptıklarını gösterdiler. Bakterilerde yenidenbirleşim hızı çok düşük olduğu için bu olgu kolayca gözlenir. Bazen bir genotip (örneğin his^-), başka bir lokustaki yararlı bir mutasyon ile bağlantılı olduğu için sıklığı hızla artacaktır. Daha sonra, diğer alel (his^+) yeni bir yararlı mutasyona tamamen bağlantılı olursa artabilir. Sonuçta bu bakteri toplumlarında yeni yararlı mutasyonlar *için* ve bağlantılı *his* lokusundaki yansız aleller için seçilim olmuştur.

Şekil 11.7 *Escherichia coli*'nin bir laboratuar toplumununda alel sıklığı bir gene iliştirilme nedeniyle dalgalanma gösterir. Y-ekseni yabanıl tip his^+ alelinkine göre seçilim açısından yansız (nötral) his^- alelinin sıklığını göstermektedir. Eğer his^- alelini taşıyan bir hücre diğer bir lokusta yararlı bir mutasyon oluşursa his^- alelinin frekansı artar. Eğer farklı ve daha yararlı bir mutasyon yabanıl tip bir hücrede ortaya çıkarsa his^- alelinin frekansı azalır. (Nestman ve Hill'den 1973.)



Drosophila'da ters dönme (inversiyon) polimorfizmi

Drosophila pseudoobscura doğal toplumları inversiyonlar, yani kromozom parçalarındaki 180° ters dönmeler nedeniyle bir kromozomdaki genlerin dizisindeki farklılıklar bakımından çok çeşitlilik gösterirler (bkz. Bölüm 8). Theodosius Dobzhansky doğal toplumlarda böyle bir kaç düzenlenmenin sıklığında düzenli olarak mevsimsel döngü gözlediği zaman bu inversiyonların uyum başarısı düzeylerini etkilediğinden kuşkulandı (şekil 11.8A). Bu örüntü çevresel, belki de sıcaklıktaki değişimlerin bir sonucu olarak kromozom düzenlenmelerin göreli uyum başarılarındaki değişimleri akla getirmektedir. Dobzhansky bu gözlemlerini TOPLUM KAFESLERİ kullanarak birçok deneyle izledi: bu kafesler birkaç bin sinek içeren toplumları barındıran, larvaların geliştiği besin kapların belli aralıklarla konulduğu kutulardır. Bu deneylerin birinde, Dobzhansky (1948), Standard (ST) ve Arrowhead (AR) diye adlandırılan ve mikroskop altında bant desenlerine göre ayırt edilebilen iki farklı ters dönme mutasyonu



Şekil 11.8 Doğal ya da laboratuar yapımı *Drosophila pseudoobscura* kromozom ters dönmesindeki (inversiyonundaki) sıklık değişimi. (A) Bir doğal toplumundaki ST ve CH ters dönme sıklıklarındaki mevsimsel dalgalanmalar. Bu mevsimsel dalgalanmalar sürecindeki kararlılık Dobzhansky tarafından ters dönmelerin uyum başarısını etkilediği şeklinde yorumlanmıştır. (B) ST ters dönmelerinin deneysel toplumlardaki sıklığı. ST ve AR başlangıç sıklıklarına bakılmaksızın aşağı yukarı ST'nin sıklığı yine aynı denge düzeyine ulaşır. Toplumların aynı sıklığa yaklaşması ST ve AR ters dönmelerinin uyum başarısını etkilediği ve doğal seçiliminin toplumda kararlı ve dengeli bir polimorfizmi sürdürdüğünü gösterir (A Dobzhansky 1970'den; B Dobzhansky1948'den)

taşıyan sinekleri kullanmıştır. Bir kafes 1119 ST ve 485 AR kromozom kopyaları ile başlatılmıştır (yani, sırasıyla 0.70 ve 0.30 sıklıklarında). İkinci bir kafes sırasıyla 0.19 ve 0.81 sıklıklarında ST ve AR ile başlatılmıştır. Yaklaşık 15 kuşak, birinci kafeste ST'nin sıklığı 0.54e düşmüş ve o düzeyde sabitlenmiştir. İkinci kafeste ise hemen hemen aynı sıklığa (0.50) yükselmiştir şekil 11.8B). Daha sonraki deneyler yinelenen toplumlarda tutarlı olarak benzer değişmeler göstermiştir.

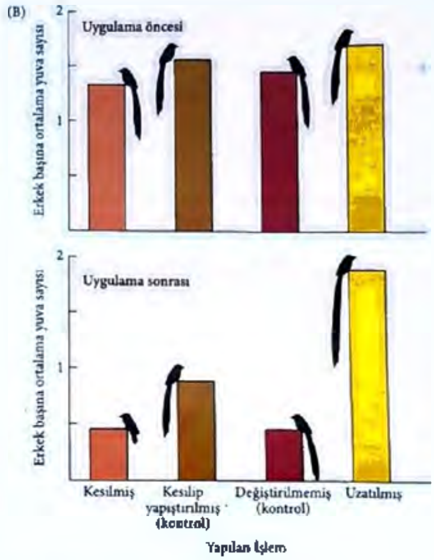
Bu deneyin önemli özelliği başlangıç sıklıkları ne olursa olsun kromozom sıklıklarının bir *sabit dengeye* yaklaşmasıdır. Bu sonuç yalnızca doğal seçilime atfedilebilinir, rasgele genetik sürüklenme böyle bir kararlılık göstermezdi. Üstelik, doğal seçilim *çeşitliliği* (polimorfizmi) *sürdürecek* şekilde işlemektedir; mutlaka en iyi tek bir genotipin sabitlenmesine neden olmaz. Genotip sıklıkları dengeye ulaştığı zaman, doğal seçilim devam eder, fakat evrimsel değişim devam etmez.

Erkek üreme başarısı

Birçok hayvan türünde kur yapan erkeklerin karmaşık morfolojik özellikleri vardır ve göze çarpan gösterilerde bulunurlar; horozlar bilinen bir örnektir.Böyle bazı özellikler, dişilerin belirgin özellikleri olan erkekleri seçmesi ile evrimleşmiş gibi görünmektedir. Bu nedenle böyle erkekler daha az gösterişli erkeklere kıyasla daha yüksek üreme başarısına sahiptirler (bkz. Bölüm 14). Örneğin, uzun kuyruklu dulkuşlarının (*Euplectes progne*) erkeklerinin son derece aşırı uzun kuyruk tüyleri vardır. Malte Andersson (1982) bazı yabanıl erkeklerin kuyruk tüylerini kısalttı ve kesilen parçaları diğerlerinin kuyruk tüylerine ekledi, böylece bu kuyrukları doğal uzunluğunun ötesinde uzatmış oldu. Kısaltılmış kuyruklu erkeklerin normal erkeklere kıyasla daha az sayıda dişilerle, uzatılmış kuyruklu erkeklerin ise daha fazla dişi ile çiftleştiklerini gözledi (Şekil 11.9).

Erkek süs balıklarından, Lepisteslerde (*Poecilia reticulata*) renkli noktaların çok değişken deseni vardır, Trinidad'da, bu balıklarla beslenen en önemli avcıları *Crenicichla*'nın yaşadığı derelerdeki erkekler, bu avcı türün yaşamadığı derelerdekilere göre, küçük ve daha az belirgin beneklere sahiptir. John Endler (1982) *Crenicichla*'nın bulunduğu derelerden 200 lepistes balığını avcısının bulunmadığı yere taşıdı. Yaklaşık 2 yıl (15 kuşak) sonra, yeni oluşan toplumun çok daha büyük benekleri ve çok daha çeşitli renk desenleri vardı. Böylece toplum, doğal olarak *Crenicichla*'nın yaşamadığı derelerdekine benzedi. Endler aynı zamanda bir sera içinde büyük, yapay gölcüklerde toplumlar kurdu. Toplumun altı aylık büyümesinden sonra, balıkları dört gölcüğe *Crenicichla* aşıladı, diğer dördüne ise daha az tehlikeli bir avcı balık (*Rivulus*) saldı ve avcıların olmadığı iki kontrol toplum sürdürdü. 4 ve 10 nesil sonraki sayımlarda, *Crenicichla* olmayan gölcüklerde balık başına beneklerin sayısı ve parlaklığı artmıştı ve bu avcının bulunduğu gölcüklerde





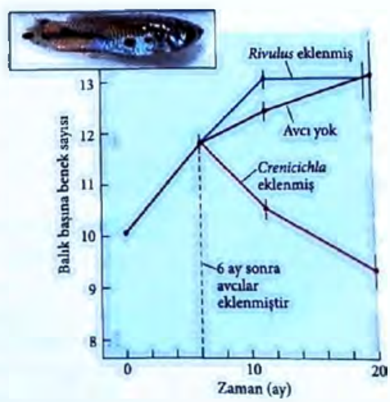
Şekil 11.9 (A) Uzun kuyruklu bir erkek dulkuşu uçarken.(B) Erkeğin savunduğu alandaki yuva sayısı ile ölçülen, çiftleşme başarısına kuyruk uzunlukları üzerindeki oynamaların etkisi,. Dört uygulamanın her biri için dokuz kuş seçilmiştir: kuyruk tüyleri kısaltılmış ya da uzatılmış erkekler ya da iki tip kontrol: kuyruğu kesilip tekrar yapıştırılmış ya da kuyruğuna hiç dokunulmamış erkek kuşlar (Anderson 1982'dan; fotoğraf Malte Andersson'un izniyle).

ise beneklerin sayısı azalmıştı (Şekil 11.10). Çok sayıda ve daha parlak benekleri olan erkekler daha büyük çiftleşme başarısına sahiptirler, fakat *Crenicichla* tarafından görülmeye ve yakalanmaya daha yatkındırlar.

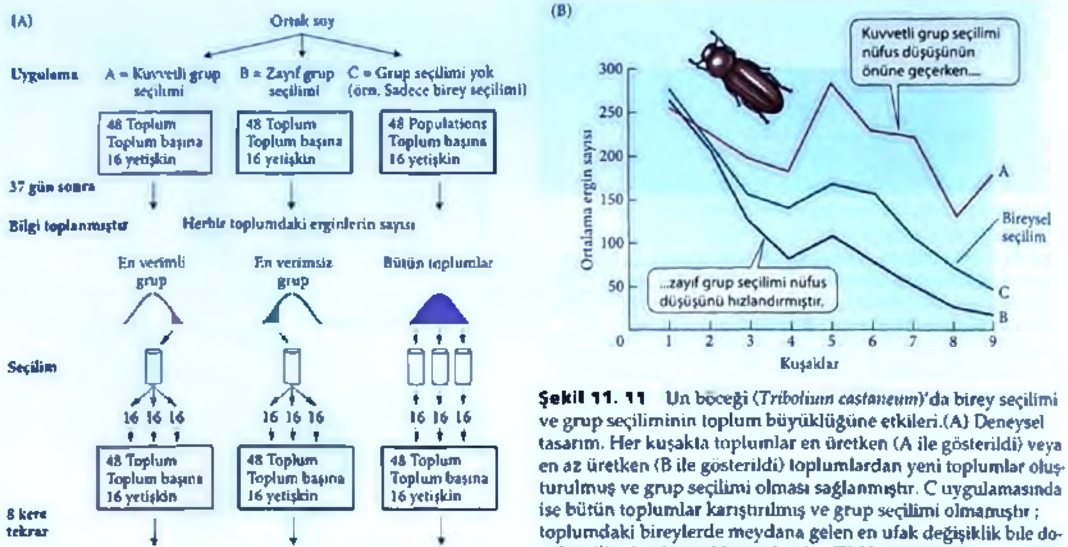
Bu deneyler doğal seçilimin hayatta kalmaya değil bazen sadece üreme hızındaki farklılıklara dayandığını gösterir. Darwin'in *eşeysel seçilim* diye adlandırdığı çiftleşme başarısındaki farklılıklar, hayatta kalmaya uyarlanmalardan çok eş elde etme için uyarlanmalarla sonlanır. Lepistes deneyleri aynı zamanda bir özelliğin *zıt seçilim baskılarına* bağlı olabileceğini göstermiştir (eşeysel seçilim ve avlanma gibi). Bu durumda evrimin yönü hangisinin daha güçlü olduğuna bağlı olabilir. Bir çok yararlı özellik, gerçekten, karşısında çoğu zaman BEDEL ya da DEĞİŞ-TOKUŞ olarak adlandırılan zararlar taşır: süs balıklarının erkeklerinde rengin evrimi, çiftleşme başarısı ve av olmaktan kaçınma arasındaki değiş-tokuşla yönlendirilir.

Un böceklerinde toplum büyüklüğü

Küçük böcek, *Tribolium castaneum* depolanmış tahıllarda ürer ve un kaplarında yetiştirilebilir. Larvalar ve erginler unla beslenir, fakat aynı zamanda kendi yumurta ve pupalarını da yerler (yamyamlık). Michael Wade (1977, 1979) üç işlem altında 48 deney toplumu kurdu. Toplumların her biri her nesilde 16 ergin böcekten çoğaltıldı. Kontrol toplumları (işlem C) böcekleri basit bir biçimde bir un tüpüne aktararak üretildiler: bir nesildeki herbir toplum bir sonrakini üretti. İşlem A'da, Wade her nesildeki 48 toplumu sadece en büyük sayıda böcek üreyen birkaç toplumdan alınan 16 böceklik grublarla başlatarak kasıtlı olarak büyük toplum için seçilim yaptı. İşlem B'de, aynı şekilde en küçük toplumlardan böcekleri üreterek küçük toplum için seçilim uyguladı (Şekil 11.11A). 9 kuşak sonra, ortalama toplum büyüklüğü tüm üç işlemde de düştü, en belirgin şekilde işlem B'de ve en az işlem A'da (Şekil 11.11B). Net üreme hızı da azaldı. İşlem C'de, bu azalmalar her toplumdaki bireylerin genotipleri arasında doğal seçilim sonucu meydana gelen toplum içi evrime bağlı olmalıdır. Bu oluşum, lepis-



Şekil 11.10 Lepisteslerin deneysel toplumlarında erkek renk deseninin evrimi. Toplumlar oluşturulduktan altı ay sonra, bazıları ergin lepisteslerin önemli bir avcısı (*Crenicichla*) ile karşı karşıya bırakıldılar, bazıları ise genellikle yavru lepisteslerin üzerinden beslenen daha az etkin bir avcıyla bir arada kaldılar (*Rivulus*) ve bazıları ise avcıdan yoksun bir ortamda bırakıldılar (kontroller). Dört ve on kuşak sonra benekler sayılmıştır. Dikey çubuklar erkekler arasındaki çeşitliliği ölçmektedir (Endler 1980'den, Anne Hourde'un izniyle.)



Şekil 11. 11 Un böceği (*Tribolium castaneum*)'da birey seçilimi ve grup seçiliminin toplum büyüklüğüne etkileri.(A) Deneysel tasarım. Her kuşakta toplumlar en üretken (A ile gösterildi) veya en az üretken (B ile gösterildi) toplumlardan yeni toplumlar oluşturulmuş ve grup seçilimi olması sağlanmıştır. C uygulamasında ise bütün toplumlar karıştırılmış ve grup seçilimi olmamıştır ; toplumdaki bireylerde meydana gelen en ufak değişiklik bile doğal seçilimden kaynaklanmaktadır. (B) Uygulama sonrası yetişkin un böceğinin ortalama sayısındaki değişimler. (Wade 1977'den)

teslerin renk desenleri üzerinde işlediğini varsaymış olduğumuz tarzda bir *bireysel seçilimdir*. Fakat işlem A ve B'de, Wade diğerleri değil, sadece bazı toplumların ya da grupların, her grubun fenotipik özelliklerine yani nüfusuna göre, kendisini sürdürmesine izin vererek başka bir seçilim düzeyi uyguladı. Bu süreç, **grup seçilimi** ya da **birim toplumlar (deme) arasındaki seçilim** olarak adlandırılır ve toplumlar içindeki genotipler arasındaki bireysel seçilime *ek olarak* işler. Toplum *içi* seçilimi toplumlar *arası* seçilimden ayırt etmemiz gerekir.

Kontrol (C) toplumlarında toplumun nüfusundaki düşüş uyarlanmanın karşıtı gibi görünmektedir. Wade bununla birlikte, başlangıç toplumu ile bundan türetilmiş olan deney toplumlarını karşılaştırdı ve C toplumlarındaki erginlerin daha fazla pupa yamyamı haline geldiklerini ve dişilerin diğer böceklerle bir arada tutulduklarında daha az yumurtlama eğiliminde olduklarını keşfetti. Bir un böceği için yamyamlık protein sağlamanın yararlı bir yoludur ve bir dişi için yumurtalarını yiyebilecek diğer böceklerin varlığını algıladığında yumurtlamaması da yararlı olabilir. Fakat bu özellikler, birey için yararlı olmasına karşın üreme hızını düşürdüklerinden toplum için zararlıdır.

Wade nüfusu küçük grupları seçerek (işlem B), bu eğilimleri *güçlendirdi*. Diğer taraftan (üstelik) işlem A'da, büyük nüfus için grup düzeyinde seçilim toplum içi bireysel seçiliminin sonuçlarına *engel* olmuştur. İşlem A'dan böcekler C toplumları ile karşılaştırıldığında diğer böceklerin varlığında, daha yüksek verimlilik sergilediler ve daha az yumurta ve pupa yamyamlığı gösterdiler. Böylece grupların seçilimi evrimin yönünü etkiledi.

Bu deney canlı bireylerin uyum başarısı daha yüksek olsa da bir toplumun büyüklüğü ve büyüme hızının doğal seçilime bağlı olarak düşebileceğini göstermektedir. Aynı zamanda seçilimin iki düzeyde işleyebildiğini açıklamaktadır: bireyler arasında ve toplumlar arasında.

Bencil kalıtsal öğeler

Pek çok bitki ve hayvan türünde bir bireyin geri kalan genomundan daha yüksek bir hızla aktarılan ve canlıya zararlı (ya da en azından yararlı olmayan) "bencil" kalıtsal öğeler vardır (Hurst ve Werren 2001). Bu öğelerin çoğu **"ayrılma çarpıklığı" (segregation distortion)** ya da **"mayotik kayma" (meiotic drive)** sergilerler, bu, ögelerin bir heterozigotun eşey hücrelerinin yarıdan fazlasında taşınmakta olduğu anlamındadır. Örneğin, ev faresinin (*Mus musculus*) *t* lokusunda çok sayıda

alel vardır, bu alellerden biri ve normal alel T için heterozigot bir erkekte yüzde 90'dan fazla sperm tarafından taşınır. Homozigot durumunda ise bazı *t* alelleri öldürücüdür ve diğerleri erkeklerin kısır olmalarına neden olur. Bireylere bu zararlarına rağmen, *t* alellerinin mayotik kayması o kadar büyüktür ki birçok toplumda yüksek sıklıklara ulaşabilirler. Bir diğer bencil öğe asalak yaban arısı, *Nasonia vitripennis*'te, *psr* ("babasal eşey oranı" anlamına gelir.) adını alan küçük bir kromozomdur. Çoğunlukla yumurtadan çok sperm aracılığıyla kalıtlanır. Bir yumurta bu kalıtsal öğeyi içeren bir spermle döllendiği zaman sadece anasal kromozomları bırakıp diğer bütün babasal kromozomların yıkımına neden olur. *Nasonia*'da bütün Hymenoptera'da olduğu gibi diploid yumurtalar dişi, haploid yumurtalar erkek olurlar. Bunun eşey oranını toplumun yaşayabilirliğini tehdit edecek boyutta saptıracak olmasına rağmen, böylece *psr* öğesi dişi yumurtaları erkek yumurtalara dönüştürür ve bu suretle sperm yoluyla kendi çoğalmasını sağlar.

Bencil kalıtsal öğeler doğal seçilimin doğasını etkili bir şekilde göstermektedir: bu, uyarlanma ile sonuçlanmayan ya da hiçbir anlamda gelişmeye gereksinimi olmayan, farklı üreme başarısından (bu durumda genlerin) daha fazla bir şey değildir. Bu öğeler aynı zamanda seçilimin farklı düzeylerine örnek oluşturmaktadır: bu durumlarda, gen düzeyinde seçilim bireysel seçilime karşı işlemektedir. Genler arası seçilim yalnızca canlı bireylere zararlı olmakla kalmaz, fakat toplumların ya da türlerin yok olmasına da neden olabilir.

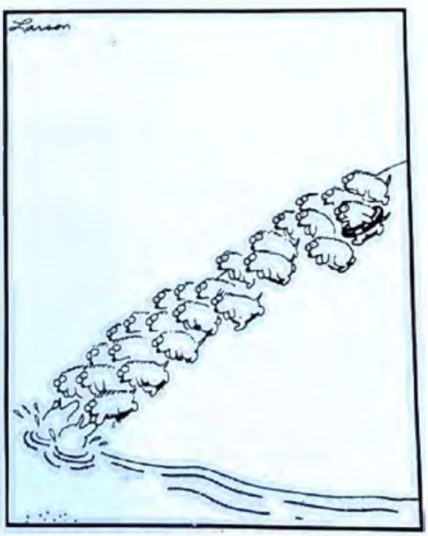
Seçilim Düzeyleri

Canlıların ve grupların seçilimi

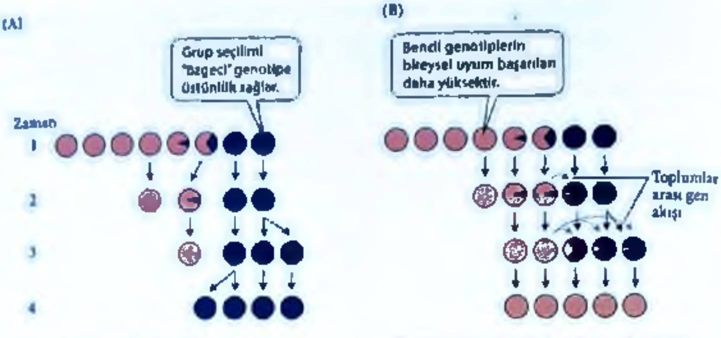
İstiridyelerin "türlerinin yaşamını sürmesini güvenceye almak için" yüksek üreme hızına sahip olmalarının etkisine, ya da keskin boynuzlu ceylanların fiziksel dövüşmeden, türlerinin yok olmasına yol açacak dövüşlerden kaçındıkları şeklinde sözlerle yaygın şekilde karşılaşırız. Bu saf sözler doğal seçilimin yanlış anlaşılmasına yol açmaktadır. Şayet özellikler kuşaktan kuşağa daha çok uyumlu bireylerin daha az uyumlu bireylerin yerini alması şeklinde bireysel seçilim ile evrimleşiyorsa, gelecekteki yok olma olasılığı evrim sürecini kesinlikle etkileyemez. Üstelik, toplumun ya da türün yararı için bu özelliğe sahip bir bireyin uyumunu azaltan bir özellik olan özgecilik, bireysel seçilim ile evrimleşemez. Sırf diğerlerinden birey başına daha az yavru bırakacağı için özgeci olmayan diğer genotiplerin arasında bir özgeci genotipin sıklığının düşmesi kaçınılmazdır. Aynı şekilde, şayet bir toplum özgeci genotiplerden oluştuysa ve özgeci bir canlılar toplumunun yüksek yokolma olasılığına rağmen bencil bir mutant, bir "hilekar" artarak %100 sıklıkta sabitlenecektir (Şekil 11.12).

Bununla birlikte topluma yararlı, bireyin zararına olan özelliklerin evrimleşebilmesi için bir yol vardır: grup seçilimi. Yüksek üreme hızı ile besinlerini tüketenler gibi bencil genotiplerden oluşan bir toplum, özgeci genotiplerden oluşan toplumlardan daha yüksek yok olma hızına sahip olabilir. Eğer öyleyse, türlerin tamamı, herbir grup içinde bireysel seçilim karşıt yönde işleyecek olmasına karşın özgeci birey gruplarının yüksek yaşayabilirlikleri sayesinde özgeciliği evrimleştirebilirlerdi (Şekil 11.13A).

Grup seçilimi hipotezi George Williams (1966) tarafından etkili bir kitapta, *Adaptation and Natural Selection*, eleştirilmiştir. Williams bireyden çok topluma ya da türe yararlı olduğu



Şekil 11.12 Lemming'lerin efsanelerde sözü edilen kendini kurban etme davranışı, (popüler inanca göre) topluca denize atlayarak nüfuslarının çok artmasını önlerler. Karikatürist Gary Larson, The Far Side'da, hilekar ilkesini çizgileriyle açıklar ve neden böyle özgeci bir davranışın evrimleşmesinin beklenmediğini anlatır. (Chronicle Features izniyle basılmıştır, San Francisco.)



Wyne-Edwards: Özgecilik davranışı grup seçilimi üstünlük sağlayacağı için evrimleşir (örn. bencil toplumlar yok olacaktır.)

Seçilim toplum içinde bencil gene üstünlük sağlayacağı ve sıklığının hızlı artmasına neden olacağı için, bencil gen toplumda sabitlenecektir.

Şekil 11.13 Grup ve bireysel seçilim arasındaki çelişki. Her daire bir türün bir toplumunu temsil eder, dört dönem boyunca izlenmiştir. Bazı yeni toplumlar bilinen toplumların kolonilerinden çıkmıştır ve bazıları yok olmuştur. Dairelerdeki pembe-mavi renk oranı toplumdaki bencil-özgeci bireylerin oranlarını temsil eder. Bencil bireyin uyumu daha yüksektir ve daha çok ürer. Oklar toplumlar arası gen akışını gösterir.(A) Eğer bencil toplumların yok olması çok yüksek hızda oluşuyorsa özgeci özellik grup seçilimiyle evrimleşebilir. (B) Williams'ın savı; bireysel seçilim grup seçiliminden çok daha hızlı gerçekleştiği için bencil genotip toplumdan topluma hızla artar ve özecilerin toplumuna gen akışı ile yayılabilir. Böylece toplumun yok olma hızını arttırsa bile bencil genotip sabitlenir.

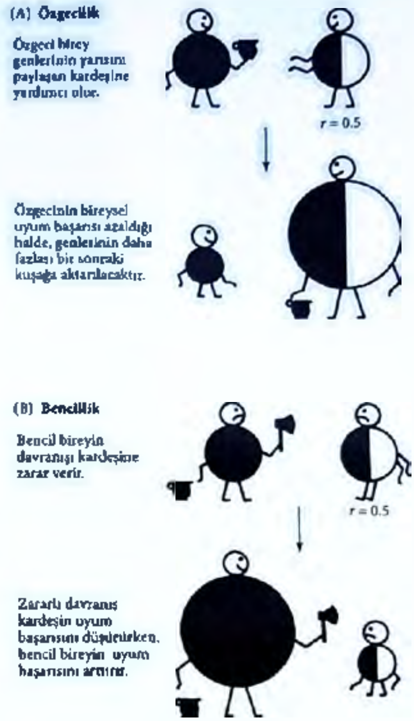
varsayılan uyarlanmaların olmadığını savunmuştur: tartışılan özellik ya hiçbir şekilde bir uyarlanma değildir, ya da bireyin genlerine yararı ile akla yakın bir şekilde açıklanabilir. Örneğin, birçok türün dişileri toplum yoğunluğu yüksek olduğu zaman daha az yumurtlar fakat bu, türün iyiliği için yeterli besin sağlanmasını güvenceye almak için değildir. Yüksek yoğunluklarda, besin kıtken bir dişi fazla yumurta yapamaz, böylece dişinin düşük yumurta verimliliği bir uyarlanma değil bir fizyolojik zorunluluktur. Üstelik, bir dişi birey şayet bu koşullarda daha az yumurta yapıyorsa ve sonraki yavruları daha fazla yaşama şansına sahip olacağı besinin daha bol bulunacağı zamana kadar bekliyorsa gerçekten daha uyumlu olabilir.

Williams grup seçilimine karşıtlığını basit bir sava dayandırmıştır. Canlı bireyler oluşturdukları toplumlardan sayıca çok daha fazladırlar ve göreli hızlarda doğan (topluluk kurarak oluşan) ve ölen (soyu tükenen) toplumlardan çok daha hızlı dönüşürler-doğar ve ölürler-. Her iki düzeyde de seçilim doğum ve ölüm hızlarında bireyler arası ya da toplumlar arası farklılıklar gerektirir. Bu nedenle daha çok uyumlu bireylerin daha az uyumluların yerini alma hızı, daha çok uyumlu toplumların daha az uyumluların yerini alma hızından potansiyel olarak daha büyüktür. Buna göre bireysel seçilim genellikle grup seçilimine baskındır (Şekil 11.13B). Bazı evrimsel biyologların evrimde grup seçiliminin önemli olduğunu savunmasına (örn., Wilson 1983) karşın, çoğunluğun görüşüne göre *çok az özellik topluma ya da türe yararlı olduğu için evrimleşmiştir*.

Toplumların yararına olan uyarlanmalar o kadar az ise, işçi arıların üremeyip koloni için çalışmalarını ya da kuşların sürüye bir avcının yaklaştığını gördükleri zaman bir uyarı çığlığı atmalarını nasıl açıklayabiliriz? William Hamilton (1964) böyle görünüşte özgeci davranışların yakın akraba seçilimi (kin selection) ile evrimleşmiş olduğunu ileri sürmüştür. Yakın akraba seçilimi gen düzeyinde seçilim olarak düşünülmelidir (bkz. Bölüm 14). Bir toplumda bir davranıştan yararlananlar çoğunlukla o davranışı sergileyen bireye akraba olduklarından bir özgeci davranış alelinin sıklığı artabilir. Özgecilerin akrabalarının özgecilik alelini taşımaları rastgele bir toplumun üyelerine oranla daha büyük olasılığa sahip olduğu için, kendi uyumuna bir hayli bedeli olsa da özgeci akrabalarının uyumlarını arttırdığı zaman alelin sıklığını arttırabilir (Şekil 11.14). Bu nedenle akraba seçilimi alellerin taşıyıcılarının, ortak soydan aynı aleli taşıyan bireylerin (akraba) üreme başarısını etkileyerek uyum başarısı bakımından ortaya çıkan farklılıkların bir seçilim şekli olarak tanımlayabiliriz.

Tür seçilimi

Canlıların grupları arasındaki seçilime, söz konusu gruplar türler ya da daha yüksek taksonomik birimler olduğu zaman **tür seçilimi** ya da **takson seçilimi** denir (Stanley 1979; Wiliams 1992b). Birkaç özellik bakımından farklı olan iki akraba "dal" dü-



Şekil 11.14 Özgecilik ve bencilliğin akraba seçilimi sayesinde evrimi. Bir aile bir özgeci veya bencil birey ve onun kardeşiyle gösterilmiştir. Birey'in kardeşi ile paylaştığı gen kopyalarının oranı (0.5) vücudunun tarab kısmıyla gösterilmiştir (A) Özgeci birey kardeşine yarar sağlar (kova ile gösterilmiştir), böylece kardeşinin uyum başarısını arttırır (büyüklük olarak belirtilmiştir), özgecinin gelecek kuşağa aktarılamayan aleller nedeniyle kendi uyum başarısından feda ettiği, yarar sağladığı kardeşi tarafından gelecek kuşağa aktarılan alellerle fazlasıyla dengelenmiştir. (B) Bencil birey, kardeşine zarar vererek (balta ile gösterilmiştir), kardeşinin uyum başarısını, azaltır, fakat kendi uyum başarısı daha da arttırır. (Wilson 1975'den)

şünün. Örneğin, orkidelerin (Orchidaceae) özelleşmiş böcekler tarafından tozlaşmayı sağlamak için genellikle türleri arasında çok değişmiş çiçek özellikleri (koku, çiçek şekilleri), bükülmüş çiçek sapları (petiol) vardır. Akrabaları irislerin (Iridaceae) ise düz çiçek sapları vardır ve çoğunlukla daha az özelleşmiş böcekler tarafından tozlaştırılırlar. Bir orkide çiçeğindeki herhangi bir değişiklik farklı bir özelleşmiş tozlaştırıcıyı çekeceği için, çiçek şeklindeki değişikliklerin irislere kıyasla orkidelerde daha büyük olasılıkla üreme yalıtımına neden olduğunu farz edin. Bu durumda türleşme hızı orkidelerde irislerdekinden daha büyük olacaktır ve orkidelerin tür sayısı daha hızlı artacaktır. (Orchidaceae, yaklaşık 19,500 tür ile, gerçekten bitkilerin en geniş ailesi; Iridaceae ailesinde ise sadece 1750 tür vardır). İki aileyi bir arada düşünürsek, evrim sürecinde, şekilleri değişmiş çiçekleri ve bükülmüş sapları olan türlerin oranında bir değişme beklerdik. Genelde, bir toplumda üreme hızları bakımından farklı fenotiplerin oranlarındaki değişimlere benzer şekilde şu ya da bu özellikle doğan yeni türlerin "doğum hızları"ndaki (türleşme hızı) bu farklılık nedeniyle türlerin ortalama durumları değişir (Şekil 11.16).

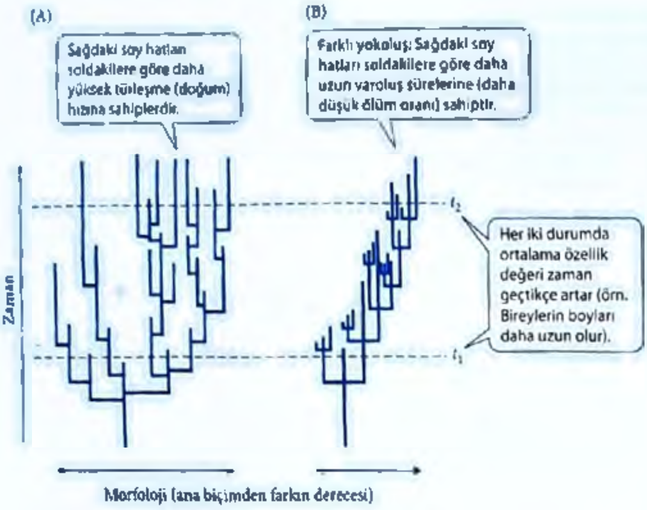
Farklı ayırıcı özelliklere sahip tür grupları arasında yok olma hızı bakımından farklılıklar ortalama fenotipleri de değiştirebilir. İyi bir örnek, eşeysiz üreyen yakın akrabalarıyla karşılaştırıldığında, eşeyli üreyen türlerin yaygınlığıdır.

Birçok hayvan ve bitki grubu eşeysiz üreyen soy hatlarını oluşturmuşlardır, fakat eşeysel cinslere çok yakın genetik benzerliklerinin işaret ettiği üzere bu soyların hemen hemen tümü çok gençtir. Bu gözlem, uzun zaman önce ortaya çıkmış olan eşeysizlerin kalmamış olmalarından dolayı eşeysiz cinslerin eşeyli toplumlardan daha

(A) (B)



Şekil 11.15 (A) Kalipso orkidesi (*Calypso bulbosa*)' nın çiçeği (B) kase tüplü iris çiçeği (*Iris macrosiphon*). Yüksek derecede uyum sağlamış orkidenin çiçeği başaşşağı durur, çünkü çiçeği gövdeye bağlayan çiçek sapı 180 derece dönüktür. Çoğu orkidenin çok özelleşmiş tozlaşma sistemi onların bitkiler dünyasının tek en büyük ailesi olmalarının nedeni olabilir (A resmi © Painet, Inc'den, B resmi Gerald ve Buff Corsi'den Kaliforniya Bilimler Akademisi).



Şekil 11.16 Tür seçilimi (farklı özellik durumları olan türlerin farklı çoğalması). *x*-ekseni vücut büyüklüğü gibi morfolojik bir özelliği gösterir. (A) Farklı türleşme:yüksek özellik değerlerine sahip soy hatları (soy ağacının sağına doğru) daha düşük türleşme hızına sahip olanlara göre, bireylerin daha yüksek doğum hızına sahip olmasına benzer şekilde daha yüksek türleşme hızına sahiptir (B) Farklı yok olma ve hayatta kalma: daha yüksek özellik değerlerine sahip hatlar bireylerin daha uzun yaşam sürelerine sahip olmalarına benzer şekilde daha uzun süreler varlıklarını sürdürürler. Her iki durumda, tür için ortalama özellik değeri, t_2 zamanında (yukardaki kırık çizgi), t_1 zamanına (alttaki kırık çizgi) oranla daha büyüktür. (Gould 1982'den.)

yüksek bir yok olma hızına sahip olduklarını gösterir (Normark vd. 2003).

Orkide/iris örneğinde, özelleşmiş tozlaşma için tür seçilimi vardır (yani, özelleşmiş tozlaşma daha yüksek bir türleşme hızına neden olur). Çiçek sapı yapısı ile tozlaşma biçimi arasındaki korelasyon nedeniyle, bükük çiçek saplarının seçilimi de (fakat bükük çiçek sapları *için* seçilim değil) olmuştur. Bu bitki türleri arasında bükük çiçek saplarının görülme sıklığındaki artış, türleşme hızı ile rastlantısal birlikteliğin bir etkisidir.

Uyarlanmaların Doğası

Uyarlanmanın tanımlamaları

Bütün biyologlar, en azından bazı alternatif özelliklere kıyasla uyumsal bir özelliğin uyum başarısı düzeyini arttırdığı konusunda fikir birliğindedirler. Yine de, bazı yazarlar uyarlanmaları tanımlamalarına bir tarihsel bakış açısı katarlar, diğerleri katmaz.

Bir tarihsel tanımlama Reeve ve Sherman (1993) tarafından verilmiştir: "Bir uyarlanma belirli bir ortamda belirlenmiş bir takım çeşitler arasında en yüksek uyum başarısına yol açan fenotipik bir çeşittir." Bu tanımlama yalnızca bir özelliğin diğer çeşitlerdekilere oranla üreme başarısına şimdiki etkilerine işaret eder. Diğer uçta ise, Harvey ve Pagel (1991) "bir özelliğin uyarlanma olarak kabul edilmesi için, belirli bir seçici etmene yanıt olarak evrimleşen bir türemiş özellik olmak zorunda" olduğunu kabul ederler. Bu geçmiş temelli tanımlama, bir özelliğin uyum başarısı üzerine etkilerini belirli bir çeşitlerinkilerle yani, o özelliğin evrimleştiği atasal özellik durumuyla karşılaştırmamızı gerektirir. Filogenetik ya da paleontolojik veriler atasal durum hakkında bilgi sağlar.

Geçmişe vurgunun bir nedeni bir özellik durumunun bir uyarlanmadan çok filogenetik geçmişin basit bir sonucu olabileceğidir. Darwin bir özelliğin yararlı olabileceğini, yine de bugünkü işlevi ya da herhangi bir işlev için evrimleşmeyeceğini açıkça görmüştür: "genç memelilerin kafataslarındaki ek yerleri doğuma yardım için gelişmiş güzel bir uyarlanmadır ve şüphesiz doğumu kolaylaştırır ya da bu iş için olmazsa olmazdır; fakat genç kuşlar ve sürüngenlerin kafataslarında ek yerleri bulunması sadece kırılmış bir yumurtadan kaçmak içindir ve bu yapının büyüme yasaları sonucu olarak ortaya çıktığı sonucunu çıkarabiliriz ve bu özellik daha yüksek hayvanların doğumunda yarar sağlamıştır" (*The Origin of Species*, bölüm 6). Bir özelliğin uyarlanma olduğunu kabul edip etmememiz bu anlayışlara bağlıdır. Örneğin, Galápagos ispinozlarının türleri içinde ve arasında gaga uzunluğunun çeşitli olduğunu biliyoruz (bkz. Şekil 3.22), demek ki bir türde ortalama gaga uzunluğunun 11.5 mm ve bir diğer türde 8.1 mm (Grant 1986) olmasının uyarlanma olup olmadığını sormak bir anlam ifade eder. Fakat ispinoz için, Galápagos iguanaları gibi beş değil de dört ayak parmakları olmasının uyarlanma olup olmadığını sormak mantıklı değildir. Çünkü kuşların ataları beşinci parmağı yitirmiştir ve ondan beri

(A) (B)





Şekil 11.17 Ekzaptasyon ve uyarlanma. (A) Auk ailesinden bayağı dalıcı martı (*Uria aalge*)'nin sahip olduğu su altında "uçuş" için kullanılan bir kanat bir deniz canlısı için eksaptasyon olarak adlandırılabilir. (B) Su altında yeterli hareket için penguenlerin kanatlarında meydana gelen değişiklikler bir uyarlanma olarak adlandırılır. (Resimdeki bir Magellan pengueni, *Spheniscus magellanicus*). (A fotoğrafı © Allan Doug/ photolibrary.com'dan; B fotoğrafı ©Pete Oxford/ naturepl.com'dan)

asla herhangi bir kuşta yeniden kazanılmamıştır. Genetik gelişimsel sınırlamalar nedeniyle kuşlar için beş parmak büyük olasılıkla bir seçenek değildir. Buna göre, eğer bir tür neden bir özelliğe değil de başka bir özelliğe sahiptir diye sorarsak, yanıt uyarlanma ya da filogenetik geçmiş olabilir.

Bir **ön uyarlanma** rastlantı sonucu yeni bir işleve hizmet eden bir özelliktir. Örneğin, papağanlar meyve ve tohumlarla beslenmede kullandıkları güçlü, keskin gagalara sahiptirler. Evcil koyun yeni Zelanda'ya getirildiği zaman, yerli papağan, kea (*Nestor notabilis*)nın saldırısına uğradılar. Papağanlar koyunun derisini delip etini yedi. Papağanın gagası rastlantı sonucu yeni bir işleve uygundu ve deriyi kesmek için bir ön uyarlanma olarak görülebilir.

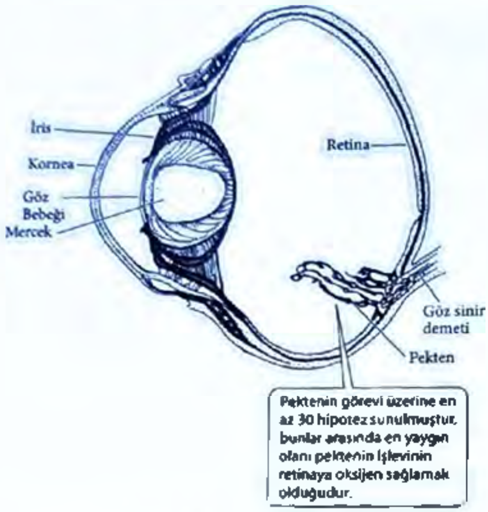
Aslında yeni bir işleve hizmet için seçilen ön uyarlanmalar ayrı işlev kazanma (ekzaptasyon) olarak adlandırılır (Gould ve Vrba 1982). Örneğin, kuzey denizlerine özgü olan kuşlar (guillemot) gibi alcid kuşların kanatları yüzmek için yeni işlev kazanmış organlar (ekzaptasyonlar) olarak düşünülebilir: bu kuşlar havada olduğu gibi sualtında da "uçarlar" (Şekil 11.17A). Bir ekzaptasyon seçilim yoluyla daha fazla değiştirilir öyle ki bu değişiklikler özelliğin yeni işlevi olan uyarlanmadır: penguenlerin kanatları paletlere değişmiştir ve havada uçmayı desteklemez (Şekil 11.17B).

Uyarlanmaları ayırt etme

Canlıların bütün özellikleri uyarlanma değildir. Canlıların ayırt edici özellikleri için birkaç diğer olası açıklama vardır. Birincisi, bir özellik fizik ya da kimyanın gerekli bir sonucu olabilir. Hemoglobin kana kırmızı bir renk verir, ancak kırmızılığın bir uyarlanma olduğunu düşünmek için bir neden yoktur: kırmızı renk hemoglobinin yapısının bir yan ürünüdür. İkincisi, özellik doğal seçilimden çok rasgele genetik sürüklenme sonucu evrimleşmiş olabilir. Üçüncüsü, özellik uyumsal bir yarar sağladığı için değil de yarar sağlayan başka bir özellik ile korelasyon gösterdiği için evrimleşmiş olabilir. Genetik olarak "iliştirilmeyle yolculuk" ya da otostop, Atwood ve vd.'nin bakterilerle yaptıkları deneylerde gösterdiği gibi, yukarıda tanımlandığı şekilde, böyle bir korelasyonun bir sonucudur. Birden fazla özelliği etkileyen bir genin fenotipik etkisi sonucu görülen pleiotropi bir diğeridir. Dördüncüsü, bir önceki bölümde gördüğümüz gibi, bir özellik durumu filogenetik geçmişin bir sonucu olabilir. Örneğin, Darwin'in kafatası çizgilerinin analizinde fark ettiği gibi, bir atasal özellik durumu olabilir.

Birçok alternatif hipotez olduğu için, birçok yazar kanıtlar desteklemedikçe bir niteliğin bir uyarlanma olduğunu varsaymamamız gerektiğine inanır (Williams 1966). Bu, bir canlının çok sayıda özelliğinin, belki de özelliklerin büyük bir bölümünün uyarlanma olduğunu inkar etmek anlamına gelmez. Bir niteliğin özel bir işlev için uyarlanma olduğunu anlamak için birkaç yöntem kullanılmaktadır. Bu yöntemleri bu noktada yalnız kısaca not edip, sonraki bölümlerde daha kapsamlı bir biçimde örneklerle açıklayacağız.

KARMAŞIKLIK. İşlevini hemen öngöremesek de, karmaşıklık doğal seçilimden başka yolla evrimleşemeyeceği için bir özellik karmaşıksa, *çoğu kez bir uyumsal işlevi*



Şekil 11.18 Bir kuş gözünün, pekteni gösteren kesiti. Pektenin işlevi için önerilen 30 kadar hipotez arasında, pektenin retinaya oksijen sağladığı hipotezi en olası hipotezdir. (Gill'den 1995)

olduğundan kuşkulanırız. Örneğin, kuşların gözlerinde retinanın önünde, tuhaf, çok damarlandırılmış pekten adı verilen bir yapı uzanır (Şekil 11.18). Ancak yakın zamanda pektenin retinaya oksijen sağladığı yolunda kanıtlar bulunmuştur. Fakat kuş türlerinin hepsinde olduğu için ve karmaşıklığından dolayı, hep önemli bir işlevsel rol oynadığı varsayılmıştır.

TASARIM. Bir özelliğin işlevi sıklıkla, bir mühendisin bir işi başarmak için kullanabileceği *tasarım ile uyuşmasından,* ya da işlevi hakkında bir modelin öngörüleriyle anlaşılır. Örneğin, sıcak ortamlarda yetişen pek çok bitkinin ince ince yaprakçıklara bölünmüş, ya da kırılma çizgileri boyunca ayrılan yaprakları vardır (Şekil 11.19). Bu özellikler, bir yaprağın yüzeyindeki havanın ince, sıcak "sınır tabakası" üzerinden geçen rüzgarla küçük bir yüzeyde geniş bir yüzeyden daha kolay yayılır, böylece yaprağın sıcaklığı daha etkinlikle düşürülür şeklindeki bir modele uyar. İşlevsel biçimbilim (morfoloji) ve ekolojik fizyoloji bu tip çözümlemelerle ilgilenir.

DENEMELER. Denemeler bir özelliğin yaşayabilirlik ya da üremeyi ya da uyum başarısı (örn., hareket ya da savunma) arttırdığını gösterebilir. Bu bir bakıma büyük olasılıkla uyum başarısını, o özelliği değiştirilmiş ya da olmayan bireylere göre arttırır. Andersson'un (1982) erkek dulkuşlarının kuyruk uzunluğunu değiştirmesi (bkz. Şekil 11.9) yapay yaratılan değişimin, bir özelliğin uyumsal işlevini, örneğin, çiftleşme başarısındaki rolünü göstermek için kullanılabileceğini anlatır.

KARŞILAŞTIRMALI YÖNTEM. Bir özelliğin uyumsal önemi hakkında çıkarımda bulunmanın güçlü bir yolu **karşılaştırmalı yöntemdir.** Bu yöntem *uyarlanma ve diğer evrimsel olgular üzerindeki hipotezleri sınamak ya da bu konuda soru sormak için tür gruplarının karşılaştırılmasından* ibarettir. Bu yöntem, benzeştirici evrimin sağladığı "doğal evrimsel deneyler"den yararlanır. Eğer bir özellik bir çok soy hattında bağımsız olarak benzer seçilim baskısı nedeniyle evrimleşiyorsa, çevresel ve diğer seçici etmenle korelasyonunu saptayarak özelliğin işlevini çoğu kez anlayabiliriz.

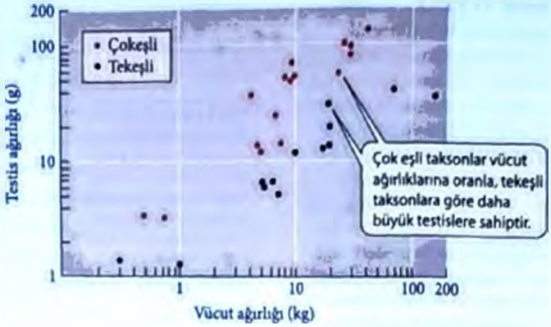
(A)



(B)



Şekil 11.19 İşlevsel morfolojik araştırmalar küçük yüzeylerin etraflarında oluşan sıcak havayı büyük yüzeylere göre daha kolay uzaklaştırdığını göstermiştir. Birçok tropik ya da çölde yaşayan bitki büyük yapraklara sahiptir ancak, büyük yapraklar (A) akasyanınkiler gibi küçük yaprakçıklara bölünmüşlerdir ya da (B) muzunkiler gibi küçük parçalara ayrılmışlardır. Bu yaprakların yapılarının yaprak sıcaklığını düşük tutmak için uyarlanmalar olduğu düşünülmektedir. (A, fotoğraf © Premaphotos/naturepl.com; B fotoğraf © Mireille Vautier/Alamy Images.)



Şekil 11.20 Çokeşli ve tekeşli primat taksonlarında testis ağırlığı ile vücut ağırlıkları arasındaki ilişki. (Harvey ve Pagel 1991'den)

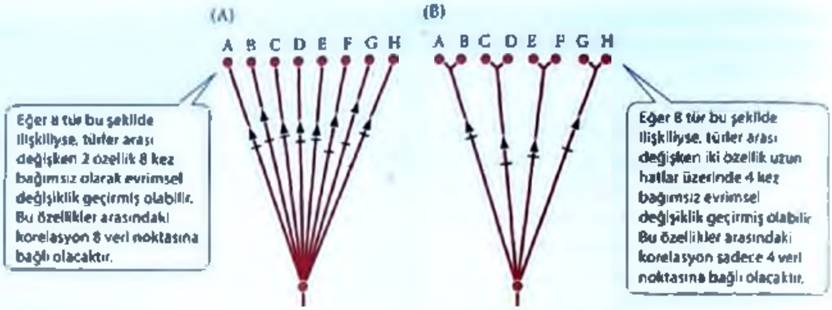
Örneğin, nektar ile beslenen kuşların en az altı soy hattında ince, uzun gaga evrimleşmiştir (bkz. Şekil 3.8). Aynı şekilde, birçok memeli türünün kuzey toplumlarında vücut iriliğinin bağımsız evrimi, iri vücudun düşük sıcaklıklara uyarlanma olduğunu göstermektedir; böyle bir yararı nasıl sağladığı Bölüm 9'da gördüğümüz gibi fiziksel ve fizyolojik ilkelerden çıkarılabilir.

Tersine, belirli bir seçici etmene yanıt olarak tekrar tekrar evrimleşmesini beklediğimiz uyumsal özelliklerin belki bir modele dayanarak korelasyonunu öngörebiliriz. Örneğin, dişileri birçok erkekle çiftleşen bir türde, bir kaç erkeğin spermi yumurtaları döllemek için yarışır. Daha çok sperm yapan erkekler bu nedenle bir üreme üstünlüğüne sahip olmalıdırlar. Primatlarda, üretilen spermin bolluğu testislerin büyüklüğü ile korelasyon gösterir. Bunun için büyük testislerin çokeşli türlerde tekeşli türlere nazaran daha büyük bir üreme üstünlüğü sağlaması beklenmelidir. Paul Harvey vd. önceki yayınlardan çeşitli primatların testis büyüklüğü ve çiftleşme davranışı ile ilgili veri topladılar ve vücut ağırlığına göre testislerin ağırlığının, öngörüldüğü gibi, tekeşli türlere kıyasla çokeşlilerde önemli ölçüde yüksek olduğunu doğruladılar (Şekil 11.20).

Bu örnek bazı önemli noktaları ortaya çıkarmaktadır. Birincisi, bu hipotezi sınamak için gerekli tüm veriler var olmasına karşın, bu iki değişken arasındaki ilişki Harvey ve vd. verileri derleyinceye kadar bilinmiyordu, çünkü uyumsal bir hipotez formüle edilinceye kadar kimsenin bunu yapmak için bir gerekçesi yoktu. Uyarlanmaya dair hipotezler verimli olabilir, çünkü başka türlü aklımıza gelmeyecek araştırmaları aklımıza getirirler.

İkincisi, testis büyüklüğü ve çiftleşme sistemi arasındaki tutarlı korelasyon bilinmediği için önceden bu hipotez bir öngörü doğurdu. Evrim kuramı tarafından yapılan öngörüler, diğer pek çok bilim dalında olduğu gibi, çoğunlukla verileri topladığımızda ne bulacağımızın öngörüleriydi. Evrim kuramında öngörü çoğunlukla bir türün gelecekteki evrimsel gidişatını öngördüğümüz anlamına gelmez. Hipotezlerden ortaya çıkarılan, bulacağımızla ilgili öngörüler, Darwin'in ilk etkin savunucularından olduğu varsayımsal tümdengelim yöntemini (**hypothetico-deductive method**)'u oluşturur (Ghiselin 1969; Ruse 1979).

Üçüncüsü, tekeşli ve çokeşli taksonların ortalama testis büyüklüklerinin İSTATİKSEL OLARAK ANLAMLI bir fark gösterdiği hipotezi desteklenmiştir. Bunu yapmak için yeterli sayıda veri noktası, diğer bir deyişle yeterince büyük bir örneklem gereklidir. İstatistiksel sınamanın geçerli olabilmesi için, her bir veri noktasının diğerlerinden BAĞIMSIZ olması zorunludur. Harvey vd. eğer, yalnızca birini kullanmaktansa, diyelim ki 30 ipek maymunu (marmoset) ve tamarin (Callithricidae) türünü ayrı veri noktaları olarak katsaydı daha geniş bir örnek boyutu elde edebilirdi. Bu ailenin tüm üyeleri tekeşlidir. Bu tekeşliliğin yalnız bir kere evrimleştiğini, ve bilinmeyen nedenlerle tüm callithricidlerce korunduğunu akla getirmektedir: belki tekeşlilik tüm türler için yararlıdır ya da, belki de uyumsal olsa bile bir çeşit iç kısıtlama çokeşliliğin evrimleşmesini engellemektedir. Çünkü testis çiftleşme sistemine yanıt olarak *evrimleşir* hipotezimiz nedeniyle, callithricid'lerin farklı türlerinin yalnızca bir evrimsel değişimi temsil ettiklerini ve böylece yalnızca bir veri noktası oluşturduğundan kuşkulanmalıyız (Şekil 11.21). Bu nedenle, uyarlanma hipotezlerini sınamak için benzeştirici evrimi (yani, karşılaştırmalı yöntemi) kullanırsak, bir seçici etmenin bir diğerine karşı olduğu *bağımsız benzeştirici evrim olaylarının sayısını* belirlemeliyiz (Ridley, 1983; Felsenstein 1985; Harvey ve Pagel 1991). Sonuç olarak, karşılaştırmalı yöntemin doğru kullanımı için filogenetik bilgi gerekir. (Bununla birlikte, bazı biyologlar eğer özellikler genetik olarak değişken iseler, yalnızca filogenetik olarak bağımsız özellik değişimlerini saymanın gerekli olmadığını tartış-



Şekil 11.21 Karşılaştırmalı yöntemde filogenik korelasyon sorunu. Sekiz türde (A-H) testis boyutu (ok uçları) ile çiftleşme sistemleri (çentikler) gibi iki özelliğin arasındaki korelasyonu hesaplayarak uyarlanmayla ilgili bir hipotezi sınadığımızı varsayın. (A) Eğer türler bu filogenik ağaçta gösterildiği gibi bağlantılıysalar o zaman söz konusu özellik durumları her türde bağımsız olarak evrimleşmiştir ve örneklem büyüklüğü sekizdir. (B) Eğer türler bu filogenik ağaçta görüldüğü gibi korelasyon gösteriyorlarsa o zaman her yakın tür çiftinin özellik durumu bağımsız olarak uyarlandıkları için değil ortak atalarından kalıtıldığı için benzerlik gösterir. Bazı yazarlar hipotezi sınarken her çiftteki iki türün ayrı sayılamayacağını savunur, bu durumda örneklem sayısı sadece dörttür. (Felsenstein 1985'e göre)

maktadırlar. Çünkü özellikler kısıtlanmamalı ve farklı bir uyumsal optimuma hızla evrimleşebilmelidir (Reeve ve Sherman 1993; Westoby vd. 1997).

Doğal Seçilim ve Uyarlanmadan Ne Beklememeliyiz

Doğal seçilim ve uyarlanmanın genel özelliklerini tartıştığımız bu bölümü bazı yaygın yanlış anlamaları ve uyumsal evrim kuramıyla ilgili yanlış çıkarımları dikkate alarak sonlandırıyoruz.

Uyarlanmanın gerekliliği

Türlerin çevresi değişir, tür uyarlanmalı aksi halde yok olur diye düşünmek saflık olur. Çevresel değişimlerin hepsi toplum büyüklüğünü azaltmaz. Bununla birlikte, bir türün yok olmasına neden olmayan bir çevresel değişim bazı özelliklerde değişim için doğal seçilimi başlatabilir. Böylece kutup ayılarında beyaz kürk yararlı olabilir, fakat onların yaşaması için gerekli değildir (Williams 1966). Değişen çevrenin yeni uyarlanmalar için seçilimi harekete geçirmeye gereksinimi olmadığı gibi, eğer önceden var olan genetik çeşitlerden üstün olan yeni mutasyonlar ortaya çıkarsa değişmeyen bir çevrede de yeni uyarlanmalar evrimleşebilir. Bir toplumun ya da bir türün yok olma olasılığının başlı başına bireysel canlılarda seçilimi oluşturmadığını ve böylece uyarlanmaların evrimine yol açmadığını daha önce vurgulamıştık.

Yetkinlik

Darwin belirtmiştir ki "doğal seçilim mutlak yetkinliği oluşturmaz, ne de, değelendirebildiğimiz kadarıyla, her zaman doğada bu yüksek standardı görebiliriz (Türlerin Kökeni, bölüm 6). Seçilim sadece o zaman ve o toplumda uyum başarısı, diğerlerininkinden yüksek genetik çeşitleri sabitleştirebilir. Eğer ortaya çıkmazlar ya da çıkmamışlarsa düşünebileceğimiz tüm çeşitlerin en iyisini sabitleyemez ve olası en iyi çeşitler sıklıkla çeşitli kısıtlar nedeniyle mükemmelliğe ulaşamazlar. Örneğin, bir bitki var olan enerji ya da besinlerin sabit miktarıyla, ancak tohumlarını ya da yapısındaki diğer bazı kısımları küçülterek daha yüksek tohum sayıları evrimleştirebilir (bkz. Bölüm 17).

İlerleme

Evrimin "ilerleyici" olup olmadığı karmaşık bir sorudur. (Nitecki 1988; Ruse 1996). "İlerlemek" sözcüğü bir hedef çağrıştırmaktadır, gördüğümüz gibi, evrimin hedefleri yoktur. Fakat bu çağrışımı kaldırsak ve sadece ilerlemeyi "iyileşme" anlamında kabul etsek bile, "daha iyi" için olası ölçütler canlının tipine bağlıdır. Daha iyi öğrenme yeteneğinin ya da daha büyük ve karmaşık bir beynin pek çok hayvan için,—örneğin, çıngıraklı yılanlar için—etkin bir zehir dağıtım sisteminin insanlara vereceğinden daha belirgin bir uyumsal yararı yoktur. "İyileşme" ya da "etkinliğin" ölçümleri her bir türün özel ekolojik konumuna (niche) ya da işlevine uygun olmak zorundadır. Kuşkusuz pek çok uyumsal eğilimlerin örnekleri vardır, bunların her biri kendi özel bağlamında ilerleyici olarak görülebilir. Bu konuyu Bölüm 21'de ayrıntılarıyla ele alacağız.

Uyum ve doğanın dengesi

Daha önce gördüğümüz gibi, genler ve bireysel canlılar düzeyindeki seçilim doğal olarak "bencil"dir: en yüksek artış hızına sahip gen ya da genotip diğer bireylerin zararına çoğalır. Alan savunmasından asalaklığa ve yavru öldürmeye kadar değişen, canlıların türdeş bireylere zarar veren çeşitli bencil davranışları, gerçekten çarpıcıdır. Aslında, canlılar arasında yardımlaşma özel açıklamalar gerektirir. Örneğin, yavruları için yiyecek arayan bir ana, kendisini avcılarına maruz bırakma pahasına, yardım eder, fakat açık bir neden için: bu anasal davranışı şifreleyen genler de dahil kendi genleri, yavrularında da vardır. Yavruları için yiyecek toplamayan bireylerin genlerinin, toplayanların genlerine oranla yaşama olasılığı daha azdır. Bu tür içi yardımlaşmanın evrimi için önemli bir temel olan, bir yakın akraba seçilimi örneğidir (bkz. Bölüm 14).

Yakın akraba seçilimi ilkesi türler arasında işleyemeyeceği için, "doğal seçilimin bir türde yalnızca başka bir türün yararı için herhangi bir değişiklik yapabilme olanağı yoktur (Darwin, *Türlerin Kökeni*, bölüm 6). Eğer bir tür başka bir türün yararına bir davranış sergiliyorsa, ya bu davranışı sergileyen bireylere yararlıdır (tozlaştırdığı çiçeklerden yiyecek edinen arılarda olduğu gibi) ya da yarar sağladığı tür tarafından aldatılmış ya da kullanılmışlardır (Orkidelerle çiftleşen böcekler gibi). Türler arası karşılıklı etkileşimlerin çoğu karşılıklı sömürüye dayanır (bkz. Bölüm 18).

Ekolojik birliklerde gözleyebileceğimiz "doğanın dengesi" denilen denge durumu herhangi bir uyum çabası yansıtmaz. Avcı türlerinin kendilerini tutmalarından değil, fakat av türlerinin kendilerini yeterince iyi savunarak varlıklarını sürdürmeleri nedeniyle ya da avcı türlerinin yoğunluğunun yiyecek dışında bir etmenle sınırlı tutulması nedeniyle av ve avcıların bir arada var olduğunu gözlemliyoruz. Tropik yağmur ormanlarında azot ve besin mineralleri ekosistemlerin bunun için seçilmiş olması nedeniyle ya da verimliliği hedefledikleri için değil, fakat mikroorganizmaların, kıt besin kaynakları için çekişme nedeniyle orman tabanında biriken organik maddeleri hızlı bir şekilde ayrıştırma yetisi evrimleştirdikleri ve bitkiler, ayrıştırma nedeniyle salınan besinleri alma yetisi evrimleştirdikleri için yeniden çevrime girer. Besin alma yetenekleri için canlı bireylerin seçilimi, toplu halde, ekosistem verimliliği olarak ölçtüğümüz bir dinamiğin etkisini içerir. Ekosistemlerin uyum ve dengeye doğru evrimleştikleri düşüncesinin bilimsel bir dayanağı yoktur (Williams 1992a).

Erdem ve etik

Doğal seçilim üreme başarısında genler ya da canlılar arasındaki farklılıklar için sadece bir isimdir. Bu nedenle, rüzgarın, erozyonun, ya da entropinin olabileceğinden daha fazla, ahlaki ya da ahlaka aykırı, adil ya da adaletsiz, nazik ya da kaba olarak tanımlanamaz. Bunun için insan ahlakı ya da etiği için bir örnek olarak ya da gerekçelendirme olarak kullanılamaz. Buna karşın, evrim kuramı sıklıkla bu şekilde hatalı kullanılmıştır. Darwin bir makale için "Gücün haklı olduğunu dolayısıyla Napolyon'un ve her kazıkçı tüccarın da haklı olduğunu kanıtladım" diye üzüntüsünü ifade etmiştir. On dokuzuncu yüzyılın sonlarında ve yirminci yüzyılın başlarında, filozof Herbert Spencer tarafından ortaya atılan Sosyal Darwin'cilik doğal seçilimi, bireyler, ırklar, ve ülkeler arasında engellenmemiş savaşımın bir sonucu olarak sosyal gelişme üretecek yararlı bir doğa yasası olarak görmüştür. Evrim kuramı aynı şekilde en kötü şekilde Nazilerce uygulanan insan soyunun ıslahını ve ırkçılığı gerekçelendirme için kullanılmıştır. Ancak ne evrim kuramı ne de diğer bir bilim alanı ahlaklılık ya da ahlaksızlığa kanıt bulamaz ya da bu konularda konuşamaz. Bu ahlaki kurallar, insan dışı doğada bulunmaz ve bilim ne *olmak zorundadır'ı* değil sadece *nedir'i* tanımlar. **Doğabilimcilik yanılgısı**, "doğal" olan kesinlikle "iyidir" varsayımının akla uygun felsefi dayanağı yoktur.

Özet

1. Bir özellik, eğer o özelliğe sahip canlı varlıkların göreli artış hızını, ya da uyum başarısını arttırarak özel bir işlev için doğal seçilim ile evrimleştiyse, özel bir işlev için bir uyarlanmadır.

2. Doğal seçilim fenotipik olarak farklı biyolojik varlıkların uyum başarısında kararlı bir farklılıktır ve şansın karşıtıdır. Doğal seçilim genler arasında, canlı bireyler arasında ve türler ya da toplumlar gibi gruplar arasında gerçekleşebilir.
3. Genler ya da canlılar arasındaki seçilim büyük olasılıkla en önemlisidir çünkü bu varlıkların sayıları ve dönüşüm hızları türlerin ya da toplumlarınınkinden daha büyüktür. Bu nedenle, özelliklerin çoğu, kuramsal olarak canlı bireye zararlı olduğu halde tür için yararlı olan özelliklerin evrimini arttıran bir tip seçilim olan grup seçilimiyle evrimleşmemiştir.
4. Tüm özellikler uyarlanma değildir. Uyarlanmaları tanımlama ve açıklama yöntemleri, işlev ve tasarım çalışmalarını, tür içi çeşitlilik ve uyum düzeyi arasında korelasyonun ve türün diğer özellikleri ve çevresel ya da diğer özellikler arasındaki ilişkilerin (karşılaştırmalı yöntem) deneysel çalışmalarını içerir. Filogenetik bilgi karşılaştırmalı yöntemin doğru kullanımı için gerekli olabilir.
5. Doğal seçilim, yansız olarak evrimsel ilerleme diyebileceğimiz herhangi bir şeyi üretmek durumunda değildir. Doğada uyum ya da denge oluşturmayı gerektirmez ve tümüyle ahlak içeriği yoktur. İnsan davranışı ve etiği için temel oluşturmaz.

Terimler ve Kavramlar

bencil genetik öğeler
birey seçilimi (individual selection)
birim toplumlar arası seçilim
doğabilimcilik yanılgısı
eşeysel seçilim
gen seçilimi
grup seçilimi
işlev (etkiye karşı)
karşılaştırmalı yöntem
mayotik kayma
otostop, iliştirilerek yolculuk
ön uyarlanma
özgeci özellik (altruistic trait)
seçilim düzeyleri
takson seçilim
uyarlanma (adaptation)
uyum başarısı (fitness)
varsayımsal tümdengelim yöntemi
yakın seçilimi
yeni işlev kazanma (exaptation)

İleri Okuma Önerileri

Adaptation and natural selection, G. C. Williams (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1966) bir klasiktir: birey ve grup seçiliminin niteliği üzerine açık, derin ve etkileyici bir deneme. Ayni yazarın *Natural Selection: Domains, levels, and challenges* (Oxford University Press, New York, 1992) adlı yapıtını da görünüz.

R. Dawkins'in iki kitabı, *The selfish gene* (Oxford University Press, Oxford ve San Francisco, 1989) ve *The blind watchmaker* (Norton, New York, 1986) genel okuyucu kitlesi için, yalın bir biçimde diğer birçok konuyu işlediği gibi doğal seçilimin niteliğini de derinlemesine inceler. Daha teknik çalışmalar E. B. Sober'in *The nature of selection: Evolutionary theory in phylosophical focus* (MIT Press, Cambridge, MA, 1984) evrimi bir bilim felsefecisi bakış açısından inceler ve karşılaştırmalı yöntemin filogenetik temelleri ve uygulaması üzerine *The comparative method in evolutionary biology*, P. H. Harvey ve M. D. Pagel (Oxford University Press, Oxford. 1991).

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Bir toplumun bir evrimsel dönüşümden sonra öncekinden daha iyi uyarlanmış olduğu sonucuna varabileceğiniz kriterleri ve ölçümleri tartışınız.
2. İnsektisit etkisine bırakılmış bir böcek toplumunda mutasyonla oluşan insektisit direnci için bir alelin ilk kopyasını düşününüz. Bu mutasyon, bir uyarlanma mıdır? Öyleyse, birkaç kuşak sonra toplumun çoğunun dirençli olduğunu saptarsak, direnç bir uyarlanma mıdır? İnsektisit etkisine bırakılmamış bir toplumda insektisit direnci için genetik çeşitlilik bulursak bu çeşitlilik bir uyarlanma mıdır? Eğer bir böcek toplumu iki alel için polimorfik ise, her bir alel dönüşümlü uygulanan iki pestisitten birine karşı direnç kazandırıyorsa, bu çeşitlilik bir uyarlanma mıdır? Ya da iki direnç özelliğinden her biri bir uyarlanma mıdır?
3. Uyarlanmalar taşıyıcılarının uyum başarısını arttırdıkları için evrimleşen özelliklerdir. Bazen uyum başarısının gereksiz yinelenen ve böylece anlamsız bir kavram olduğu ileri sürülmüştür. Bu görüşe göre, uyarlanma "en uyumlunun yaşaması" kavramından kaynaklanmaktadır, ve en uyumlular varlığını sürdürenler olarak kabul edilmektedir;

Dolayısıyla uyum başarısının ya da uyarlanabilmenin bağımsız ölçümü yoktur. Bu iddiayı değerlendiriniz. (Bkz. Sober 1984.)

4. Bazı gruplarda çok sayıda tür olmasının nedeninin canlı bireylere yararlı bir özellik olduğu sıklıkla ileri sürülür. Örneğin, birkaç ilkel kanatsız böcek türüne kıyasla kanatlı böceklerin büyük çeşitliliğinin nedeninin kanatlar olduğu önerilmiştir. Bir bireysel yararlı özellik nasıl daha büyük tür çeşitliliğine neden olabilir? Bir kimse bazı canlı gruplarının büyük çeşitliliğine bir özelliğin neden olduğu savını nasıl sınayabilir?
5. Mağara yaşamı sürdüren hayvanların birçoğunda gözler gibi, kullanışsız organların evrimsel kaybı için bir uyumsal ve bir de uyumsal olmayan sav ileri sürünüz Bu savlar nasıl sınanabilirler?
6. "İlerleme" ile sonuçlanabilecek doğal seçilimle evrimin olası kriterlerini sıralayınız ve bu kriterlerin bir ya da bir kaçına dayanan kanıtlar için biyolojik kaynakları araştırınız.

12

Doğal Seçilimin Genetik Kuramı



Üremeyi en yüksek düzeye çıkarmak. Bol miktarda tohum üreten Kuş uvezinin(*Sorbus aucuparia*) meyveleri kuşlar tarafından yenir. Sindirilmemiş tohumlar kuşların dışkılarıyla yayılır. Tohumların küçük bir kısmı çimlenip büyüyerek, erginleşme olanağı bulabilir. (Foto © Geoff Dore / naturepl.com.)

Doğal seçilim evrim kuramına dair olgular için en önemli kavramdır. Doğal seçilim, kuşkusuz, DNA'nın genetik madde olarak kullanılmasından karmaşık insan beynine kadar, canlılarda gördüğümüz en ilginç özellikleri açıklar. En yalın anlamda, farklı üreme başarıları, doğal seçilim çok basit bir kavramdır. Ancak, özellikle eşeyli üreyen canlılarda, özellikle yeniden birleşim (rekombinasyon) ya da genotip ile fenotip arasındaki ilişki gibi genetik etkenleri hesaba katarsak doğal seçilimin açıklama kuvveti çok fazladır. Bu gibi karmaşık etkenleri göz önünde bulundurursak birçok soruya cevap bulabiliriz. Birtakım özellikler türler arası değişiklik gösterirken başkaları neden göstermez? Bir türün, insan gibi, farklı toplumları arasında ne kadar farklılık bekleyebiliriz? Bir türün toplumları belli çevresel engellere karşı hep aynı uyarlanmalara sahip olacak şekilde mi evrimleşir? İşbirlikçi ya da bencil davranışlar nasıl evrimleşir? Neden bazı türler eşeyli bazıları eşeysiz ürer? Tavus kuşlarının göz alıcı kuyruk türleri, midye ve karaağaçların yüksek üretkenliği, mayıs sineğinin kısa ömrü, denizatlarında erkeklerin hamile kalması ya da kendi genomumuzda yer değiştirebilen öğelerin bolluğunu nasıl açıklarız?

Darwin eksiksiz bir evrim kuramının kalıtımın işleyişinin anlaşılmasına bağlı olduğunun anlamıştı. Bu anlayış ancak 1900'lü yıllarda Mendel'in çalışmalarının keşfedilmesiyle yayıldı. Modern evrim kuramı yeni anlaşılmaya başlayan Mendel genetiğinin Darwin'in doğal seçilim kuramı ile birleştirilmesiyle gelişmeye başladı. "Doğal Seçilimin Genetik Kuramı" (önde gelen toplum genetikçisi R. A. Fisher'in yeni ufuklar açmış 1930da basılmış kitabının adı) uyumsal evrimi anlamamızı sağlayan güncel evrim kuramının temelidir.

Doğal seçilimin genetik temellerine girmeden önce, doğal seçilimle ilgili şu önemli noktaları her zaman hatırlamakta yarar vardır:

- *Doğal seçilim evrimle aynı şey değildir.* Evrim, mutasyon ve yeniden birleşimle genetik çeşitliliğin ortaya çıkmasını izleyen, büyük oranda doğal seçilim ya da genetik sürüklenme sonucu, alel sıklığı değişimlerini içeren iki kademeli bir olgudur. Ne doğal seçilim ne de genetik sürüklenme çeşitliliğin ortaya çıkışını açıklayamaz.
- *Doğal seçilim, doğal seçilimle evrimden farklıdır.* Bazı durumlarda seçilim olur, yani her kuşak yaşamda kalmaları ve üretkenliklerinde farklılık gösterir, ancak genotip ve alel sıklıkları her kuşakta aynıdır.
- Doğal seçilimin fenotiplerin ortalama üreme başarıları arasında bir fark olduğu her zaman var olduğu söylendiği halde, *fenotiplerin genotipleri arasında bir farklılık olmadığı durumlarda doğal seçilimin evrimsel bir etkisi yoktur.* Örneğin, fenotipleri farklı olsa bile, genetik kopya olan klonların arasında seçilimin evrimsel sonuçları yoktur. Bu nedenle, sadece fenotipleri farklı olduğu için uyum başarıları farklı olsa da, genotiplerin uyum ya da üreme başarısını tanımlamak yararlıdır.
- Doğal seçilim ortalama üreme başarısı arasındaki farklılıklar olduğu için (hayatta kalmak dahil), bir özellik onu taşıyan bireylerin üreme başarısını arttırmadıkça evrimleşemez. Atların, sinekleri kovmak için kullandıkları, uzun kıllı kuyrukları sadece atın rahat etmesini sağladığı için evrimleşmiş olamaz; üreme başarısını bir şekilde (örn. Sineklerin taşıdığı hastalıkların neden olduğu ölüm oranını düşürerek) arttırmış olmalıdır.

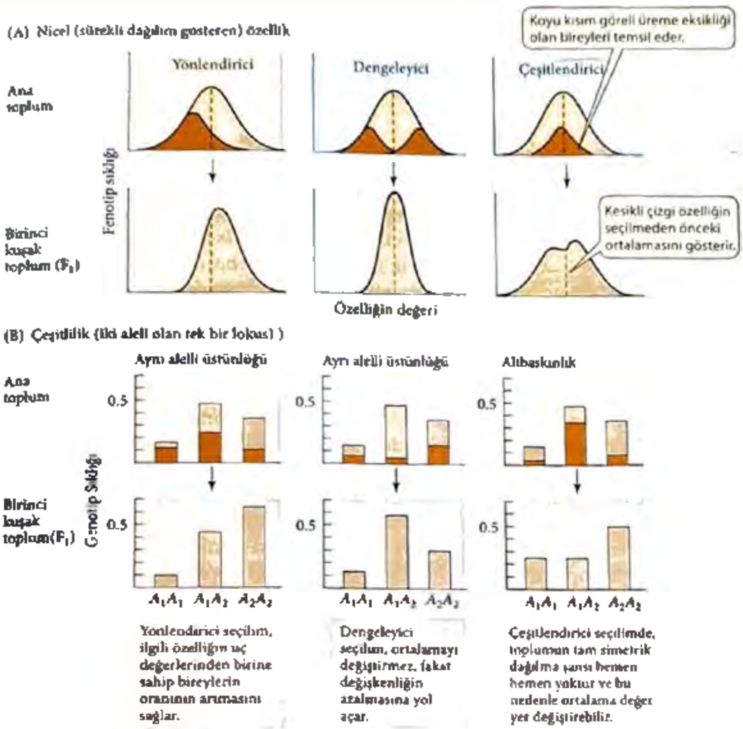
Genomdaki bütün lokuslar üzerinde aynı oranda etkili olan genetik sürüklenme, yakın çiftleşmesi ve gen göçünün aksine, eşeyli üreyen türlerde doğal seçilim farklı lokuslarda farklı hızlarda etkilidir. Dahası, eğer doğal seçilim bir özelliği değiştirirken başka bir özelliği sabit tutuyorsa (bkz. 2. Bölüm) bekleyeceğimiz gibi, bir türün farklı özellikleri farklı hızlarda evrimleşir (mozaik evrim). Bu nedenle doğal seçilimi incelemeye bir fenotipik özelliği belirleyen tek değişken lokusla başlamamız gerekir.

Uyum Başarısı

Doğal seçilimle ilgili olarak bundan sonraki açıklamalarımız, eğer başka türlü belirtilmemişse, bir toplum içindeki bireylerin ayıklanması şeklinde ele alınacaktır. Bu açıdan bakınca doğal seçilimin ortaya çıkaracağı sonuçlar (1) Fenotip ile uyum başarısı arasındaki ilişkiye, (2) fenotip ile genotip arasındaki ilişkiye, (3) uyum başarısı ile genotip arasındaki ilişkiye ve bunların sonucunda (4) evrimsel değişim olup olmamasına bağlı olarak değişir.

Seçilim biçimleri

Fenotip ile uyum başarısı arasındaki ilişkin, çoğu kez üç seçilim biçimi ile açıklanır (Şekil 12.1). Vücut büyüklüğü gibi nicel (kesintisiz çeşitlilik gösteren) bir özellik için uyum başarısı, iki uçtan birinde en yüksekse **yönlü** seçilim, ortalama değerlerde en yüksekse **dengeleyici** seçilim ve eğer iki fenotip için aralarındaki fenotiplerinkilere göre yüksekse **çeşitlendirici** seçilim olur. Bu farklı seçilim biçimleri altında en iyi uyum başarısına sahip genotiplerin hangi genotipler olacağı ise, fenotip ile genotip arasındaki ilişkilere bağlıdır. Örneğin iri vücut büyüklüğünün seçildiği durumda, A_1A_1 genotipi en büyükse en yüksek uyum başarısına sahip olacaktır, ancak eğer iki homozigottan da daha büyükse A_1A_2 genotipi üstün olacaktır. İlerdeki sayfalarda



Şekil 12.1 Seçilim biçimleri. (A) Genetik olarak kontrol edilen nicel (kesintisiz dağılan) özellik. (B) Bir lokusun iki aleliyle belirlenen özellik. Her şeklin üst sırasında ana toplumun seçilimden önceki alel sıklıkları gösterilmiştir. Koyu renkli kısımlar, uyum başarısı düşük bireyleri simgeler. A'daki kesikli çizgi, özeliğin ana toplumda ortalama değerini gösterir. (A)'da ve (B)'de alttaki grafiklerde seçilimden sonraki ilk kuşakta (F_1) alel sıklıkları görülmektedir (Endler 1986'den).

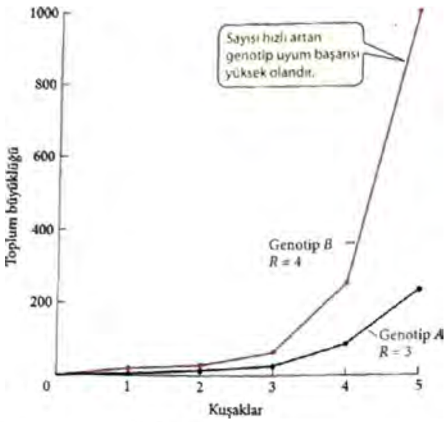
göreceğimiz gibi, böyle bir fenotip-genotip ilişkisi, evrimsel açıdan önemli sonuçlar doğurur: toplum eğer homozigot en yüksek uyum başarısına sahipse genetik olarak sabitlenecek ancak eğer en yüksek uyum başarısı heterozigot genotipe aitse sabitlenmeyecektir.

Fenotip ve uyum başarısı arasındaki ilişki, farklı çevresel etkenler farklı fenotipleri desteklediği için, çevresel etkenlere bağlıdır. Ayrıca, toplum ortalamasının ve çeşitliliğinin uyum başarısı/fenotip ilişkisine göre dağılımları da önemlidir. Örneğin, ayrı alelli bireylerin en yüksek uyum başarısına sahip olduğu bir toplumda ortalama vücut büyüklüğü uygun değerin altında ise, ortalama vücut büyüklüğü uygun değere yaklaşıncaya kadar seçilim, yönlü olacaktır. Ortalama değer, aşağı yukarı uygun değere yaklaştıktan sonra ise dengeleyici seçilim ortaya çıkacaktır.

Uyum başarısının tanımı

Seçilimin sadece kalıtıma dayalı etkileriyle ilgili olduğumuz için, her genotipe ortalama bir uyum başarısı değeri verilen modeller kullanacağız. Bir genotipin gelişim sürecindeki farklı çevresel etkiler sonucunda farklı fenotipler ortaya çıkarması olasıdır, bu nedenle bir genotipin ortalama uyum başarısı, farklı fenotiplerin uyum başarılarının ağırlıklı ortalaması alınarak hesaplanır. Örneğin, belirli bir genotipe sahip olan *Drosophila pseudoobscura*'nın, sineğin geliştiği ortamın sıcaklığına bağlı olarak, farklı sayıda kıla sahip değişik fenotipleri vardır (bkz. Şekil 9.18). Eğer bu canlı türünde kıl sayısı canlının yaşamasına etki eden bir özellik ise, söz konusu genotipin uyum başarısı, her sıcaklıkta gelişmiş bireylerin oranına bağlıdır.

Bir genotipin uyum başarısı, o genotipe sahip bütün bireylerin bir ya da daha fazla kuşak sonra yaptıkları ortalama yavru katkısıyla ölçülür. Bu katkı genellikle, o geno-



Şekil 12.2 Eşeysiz üreyen ve ardışık kuşakları örtüşmeyen bir türün, iki genotipinin büyüme eğrileri.

tipteki bireylerin ürettikleri ortalama yumurta sayısı ya da ortalama yavru sayısı ile belirlenir. Bu ortalama sayı için sadece üretilen yumurta ya da yavru sayısını değil, hayatta kalmak üremenin bir öncülü olduğu için, hayatta kalan bireylerin sayısını ifade eden **üreme başarısı** terimi kullanılır.

Partenogenetik buğday bitleri ya da tek mevsim yaşayan başka böcekler gibi, yetişkinlerin hepsinin aynı zamanda (üst üste binmeyen kuşaklar) bir kere üreyip öldüğü toplumlarda uyum başarısını anlamak çok kolaydır. Bütün bireylerin dişi olduğu böyle bir canlı türünün bir toplumunda, A genotipindeki yumurtalardan üreyecek yaşa gelenlerin oranının 0.05 olduğunu ve üreyen her yetişkinin ortalama 60 yumurta bıraktığını (DOĞURGANLIK) var sayın. Bu durumda, A genotipinin uyum başarısı (ortalama doğurganlığı) × (yaşama oranı) = 60 × 0.05 = 3.0 olur. Bu sayı, A genotipindeki bir bireyin, bir sonraki kuşağa ortalama olarak yaptığı birey katkısıdır. Başka bir deyişle, bütün bireyleri A genotipinde olan bir toplumun nüfusu her kuşakta üçe katlanacaktır. R ile gösterilen bu değer, A genotipinin birey başına kendini yenileme hızı, ya da toplum büyüme hızı olarak adlandırılır. Aynı şekilde B genotipinin yaşama oranının 0,1 doğurganlığının da 40 olduğunu varsayarsak, B genotipinin uyum başarısı 4,0 olarak hesaplanır. Bu durumda bireylerinin hepsi B genotipinde olan bir toplum, bireylerinin hepsi A genotipinde olan topluma göre daha büyük bir hızla çoğalmaya devam edecektir (Şekil 12.2).

Her i genotipinin birey başına büyüme hızına, R_i, **mutlak uyum başarısı** adı verilir. Bir genotipin **göreli uyum başarısı**, W_B, R değerinin bir referans genotipininkine bölünmesiyle hesaplanır. Genelde referans olarak toplumdaki en yüksek R alınır. Öneğimizde, W_A = ¾ = 0.75, W_B = 4/4 = 1.0 olur. **Ortalama uyum başarısı** ($\bar{w}$), *bir toplumda en yüksek uyum başarısı gösteren genotipe göre uyum başarılarının ağırlıklı ortalamasıdır*. Yukarıdaki örnekte, A ve B genotiplerinin toplumdaki oranları sırasıyla 0.2 ve 0.8 ise, ortalama uyum başarısı ($\bar{w}$) = (0.2) (0.75) + (0.8) (1.0) = 0.95 olur. Ortalama uyum başarısı göreli bir değer olduğu için, bu değere bakılarak bir toplumun çoğalmakta olup olmadığı bilinemez.

Başka önemli bir kavram bir genotipin göreli uyum başarısı ile 1.0 tam sayısı arasındaki fark olan, **seçilim katsayısıdır** ve çoğu kez s ile gösterilir. Örneğimizde, W_A = 0.75 ise s = 0.25 olarak hesaplanır. Seçilim katsayısı uyumlu genotipin **seçilim üstünlüğünü** ya da uyumlu olmayan bir genotipe karşı seçilimin şiddetini gösterir.

Seçilim ortamında genetik değişimin hızı, ilgili genotipin mutlak uyum başarısına değil, *göreli uyum başarısına bağlı olduğu* matematikle kolayca gösterilebilir. R_A ve R_B değerleri ne olursa olsun (R_A = 0.6, R_B = 0.8, veya R_A = 15, R_B = 20, veya R_A=300; R_B = 400), oran değişmedikçe, B genotipi A genotipine karşı aynı hızla çoğalacaktır.

Uyum başarısının bileşenleri

Yaşama başarısı ve dişi doğurganlığı, olası uyum başarısı bileşeninden sadece ikisidir. Eğer bir tür eşeyli ürüyorsa ve türün bireyleri yaşamları boyunca tekrar tekrar yavruluyorsa, o zaman uyum başarısının bileşenleri daha karmaşıktır. Örneğin, insanda ve birçok başka canlı türünde olduğu gibi, bireyler tekrar tekrar yavruluyorlarsa ve kuşaklar arası örtüşme varsa o zaman bir genotipin mutlak uyum başarısı çoğunlukla, birim zamanda birey başına toplumda görülen artış hızı ile ölçülür ve r ile gösterilir (bkz. Bölüm 17). Bu artış hızı her yaş grubuna ulaşabilen bireylerin oranına ve her yaş grubunun üretkenliğine bağlıdır. Ayrıca r, sadece dişi bireylerin sayısına değil, bu bireylerin ne kadar erken yavru üretmeye başladığı da bağlıdır. Örneğin, A ve B genotiplerindeki dişiler sırasıyla 6 aylıkken ve 12 aylıkken aynı sayıda yavrularlarsa, A'nın artış hızı (uyum başarısı) hemen hemen B'ninkinin iki katı olur, çünkü B'nin bir kuşak yavru verdiği sürede, A iki kuşak yavru verecektir. Çoğunlukla, erkek bireyler arasında görülen üreme başarısı farklılıkları da uyum başarısına etki eder. Eşeyli üreyen canlılarda genotipler

tıpatıp kendi kopyalarını yapmaz; her bir yavruya, tek takımlı gametleri aracılığıyla genotiplerinin sadece yarısını verirler. Bu nedenle bir kuşak sonra oluşan genotip sıklığı, zigotu oluşturacak olan gametlerde bulunan alel sıklıklarına bağlıdır. Bu alel sıklıkları ise "zigotik" (canlı) evrede ve bazen de gametik evrede görülen değişik seçilim bileşenleri tarafından etkilenir (Şekil 12.3; Christiansen 1984). Eşeyli üreyen bir canlı türünde görülen seçilim bileşenleri Tablo 12.1'de özetlenmiştir.



Şekil 12.3 Eşeyli üreyen bir canlının uyum başarısını, yaşam döngüsü boyunca, etkileyen doğal seçilim öğeleri. Yeni oluşan zigottan itibaren: Genotipler (1) erginliğe ulaşana kadar farklı yaşarlılık gösterebilir (2) özellikle erkeklerin çiftleştiği bireylerin sayısını etkileyebilir (3) yavru üreten bireylerin üretkenlikleri (üretilen eşey hücresi, özellikle yumurta sayısı) değişebilir. (4) Seçilim haploit eşey hücrelerinde farklı işleyebilir (örn. eşey hücrelerinin yaşayabilirliklerinde görünen farklılıklar ve mayotik kayma) (5) Bazı genotiplerdeki eşey hücreleri, birleşmeye ve zigot oluşturmaya daha yatkın olabilir (Christiansen 1984'den).

Doğal seçilim yoluyla evrim, gametik ve zigotik evrelerdeki bileşenlerin alel sıklıklarını nasıl değiştireceğine bağlıdır. Bir genotipin toplam uyum başarısını bulmak için bu bileşenler (çoğu kez çarpılarak) bir araya getirilir. Örneğin, yukarda ki basit örnekteki genotiplerin uyum başarılarını hesaplamak için her genotipin yaşama oranı ile üretkenliği çarpılmıştır. Bu örnekte bir genotip yüksek üretkenliğe, öbürü ise üstün yaşarlılığa sahipti: bir genotip belirli bir uyum başarısı bileşeni bakımından üstün, bir başkası bakımından zayıf olabilir, ancak *doğal seçilimin sonucunu, uyum başarısının bütünü belirler,* bileşenleri değil.

Seçilim Modelleri

Aşağıda verilen seçilim modellerinde, konuyu daha basit ve anlaşılabilir bir şekilde sunabilmek için, toplumun genetik sürüklenmenin göz ardı edilecek derecede büyük, eşleşmenin rasgele olduğunu ve mutasyon, gen akışı ve farklı lokuslarda seçilimin incelenen lokusa etkisi olmadığını varsayacağız. Ayrıca, yalınlık uğruna, birbirini izleyen kuşaklarının örtüşmediğini ve seçilimin farklı genotiplerin hayatta kalmalarına farklı şekillerde etki ettiğini varsayıyoruz. Gerçekle pek uyuşmayan bu varsayımlar değişince sonucun ne olacağını daha sonra ele alacağız. İlkeler, bütün seçilim bileşenleri için geçerli olduğu gibi, artarda gelen kuşakları örtüşen türler için de geçerlidir.

Bir lokusta sıklıkları sırasıyla p ve q olan iki alel (A_1, A_2) varsa, bir kuşaktan sonrakine alel sıklığındaki değişim Δp ile gösterilir. Eğer p artmışsa Δp değeri artı (+), azalmışsa eksi (–), p genetik denge halinde bulunuyorsa sıfırdır. Seçilim modeli ne olursa olsun, alel sıklığındaki değişim, alellerin başlangıçtaki sıklıkları ve genotiplerin göreli uyum başarılarına bağlıdır. Kutu *A*'da bazı seçilim modellerinin matematiksel temelleri anlatılmıştır.

Yönlü seçilim

KURAM. Bir toplumda nispeten zararlı bir alelin yerine, daha yararlı bir alelin gelip yerleşmesi, uyumsal evrimin temel ilkelerinden biridir. Böyle bir yer değiştirme, yararlı aleli taşıyan aynı alelli bir bireyin toplum-

TABLO 12.1 *Eşeyli üreyen canlı türlerinde seçilim bileşenleri*

I. Zigot Düzeyinde Seçilim

A. Yaşayabilirlik. Genotipin üreme yaşına erişebilme ve üreme çağı boyunca yaşama olasılığıdır. Doğurganlık çağından sonra hayatta kalma ihtimali sonraki kuşaklara yapılacak katkıyı çoğunlukla etkilemediği için, bu yaştan sonraki yaşama olasılığı genotipin uyum başarısı hesabında dikkate alınmaz.

B. *Çiftleşme başarısı.* Bir bireyin birlikte olduğu eş sayısıdır. Çiftleşme başarısı eş sayısının bireyin bıraktığı döl sayısını arttırdığı durumlarda, erkekler için olduğu gibi, uyum başarısının bir bileşenidir, ancak bu bütün yumurtaları aynı erkek tarafından döllenen dişilerde görülmez. Eşeysel seçilimin temelinde, eşleşme başarısındaki çeşitlilik vardır.

C. *Doğurganlık.* Her bir anne birey için yaşayabilen kalabilen ortalama yavru sayısıdır. Yaşamı boyunca sürekli üreyen türlerde, her yavrunun uyum başarısına yaptığı katkı, birey doğduğu zaman annenin kaç yaşında olduğuna bağlıdır (bkz. Bölüm 17). Bir çiftleşmenin verimliliği ya sadece annenin genotipine (örn., yumurta ve ovül sayısı bakımından), ya da her iki eşin genotipine bağlı olabilir (örn., her hangi bir üreme uyumsuzluğu göstermeleri durumunda).

II. Eşey Hücresi Düzeyinde Seçilim

D. *Ayrılma üstünlüğü* (mayotik yönlendirme veya ayrılma bozukluğu). Mayoz bölünmede allellerin ayrılması sırasında bir ayrı alelli (heterozigot) bireyin ürettiği gametlerin yarıdan fazlasında bulunan alel, sayısal bakımdan diğer allele göre üstünlüğe sahip olur.

E. *Gamet yaşayabilirliği.* Bir gametin yaşayabilir olmasının taşıdığı alele bağlı olmasıdır.

F. *Döllenme başarısı.* Bir allel, onu taşıyan gametin yumurtayı veya ovülü dölleyebilme yeteneğine etki edebilir (örn., bitkilerde polen tüpünün stigmada çimlenme hızında ve stilüs boyunca uzayabilme hızında olan farklılıklarda olduğu gibi).

KUTU 12A Belirli Uyum Başarıları Kullanılarak Yapılan Bazı Seçilim Modelleri

Önce, alel sıklıklarının doğal seçilimle değişmesinin genel bir modelini sunup (Hartl ve Clark 1997), sonra bu modeli özel durumlar için değiştireceğiz. İki alelli bir lokusta hayatta kalmaları bakımından göreli uyum başarıları farklı üç genotip olduğunu varsayın.

	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Doğum sıklığı	p^2	$2pq$	q^2
Göreli uyum başarısı	w_{11}	w_{12}	w_{22}

Hayatta kalan yetişkinler arasında A_1A_1: A_1A_2: A_2A_2 oranı:

$$p^2w_{11} : 2pq\, w_{12} : q^2\, w_{22}$$

ve alellerin (A_1: A_2) eşey hücreleri arasında oranı:

$[p^2w_{11} + ½(2pqw_{12})]:[½(2pqw_{12}) + q^2\, w_{22}]$'dır. Sadeleştirirsek:

$$p(p^2w_{11}+pq\, w_{12}):q(q^2\, w_{22} + pq\, w_{12})$$

oranına ulaşırız.

Bir sonraki kuşağın alel sıklıklarını gösteren, eşey hücresi sıklıkları her ifadeyi eşey hücrelerinin toplamına bölerek hesaplanır:

$$p(p^2w_{11} + pq\, w_{12}) : q(q^2\, w_{22} + pq\, w_{12})$$
$$= p^2w_{11} + 2pq\, w_{12} + q^2\, w_{22}$$
$$= \bar{w}$$

Yani, seçilimden sonraki alel sıklıkları (p', q') eşey hücresi sıklıklarına eşittir, ya da

$$p' = \frac{p(pw_{11} + qw_{12})}{\bar{w}}$$

$$q' = \frac{q(pw_{12} + qw_{22})}{\bar{w}}$$

Kuşaklar arasında alel sıklığında değişim, $\Delta p = p' - p$ ya da

$$\Delta p = \frac{p(pw_{11} + qw_{12}) - p\bar{w}}{\bar{w}}$$

$\bar{w}$'yi yerine yerleştirip denklemi sadeleştirmek aşağıdaki eşitliği verir.

$$\Delta p = \frac{pq\left[p(w_{11} - w_{12}) + q(w_{12} - w_{22})\right]}{\bar{w}} \quad \text{(A1)}$$

Kesin $\bar{w}$ değerleri kullanarak değişik seçilim durumlarını çözümleyebiliriz. Önemli durumlardan bir kaçı:

1. Üstün baskın alel, zararlı çekinik alel ($w_{11} = w_{12} > w_{22}$)

A1 eşitliğinde w_{11}, w_{12}, w_{22}'e sırasıyla 1,1 ve 1-s değerleri verdiğimizde ($p^2 + 2pq + q^2 = 1$ olduğunu göz önünde bulundurarak) ortalama uyum başarısı $p^2(1) + 2pq(1) + q^2(1 - s)$ olur. Alel sıklığının değişimin eşitliği aşağıdaki gibidir:

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

ya da,

$$\Delta q = \frac{-spq^2}{1 - sq^2} \quad \text{(A2)}$$

2. Üstün alel kısmen baskın, zararlı alel kısmen çekinik ($w_{11} > w_{12} > w_{22}$)

0 ile 1 arasında değişen h değerinin baskınlığın derecesini gösterdiğini varsayalım ve w_{11}, w_{12}, w_{22}'e sırasıyla 1, $1 - hs$, $1-s$ değerlerini verelim (h = 0) ise A_2 aleli tamamen çekiniktir).

A1 denklemine yerleştirip yeterince sadeleştirdiğimizde:

$$\Delta p = \frac{-spq\left[h(1-2q)+sq\right]}{1-2pqhs-sq^2} \quad \text{(A3}$$

Bu eşitlik $q > 0$ olduğu sürece pozitiftir, yani A_1 aleli sabitlenmeye doğru gider. Eğer $h = ½$ ise A3 eşitliği $\Delta p = spq/[2(1 - sq)]$ olacak şekilde daha da sadeleşir.

$$\Delta p = \frac{spq}{\left[2(1-sq)\right]}$$

3. Ayrı alellinin uyum başarısı iki aynı alelliden de yüksek ($w_{11} < w_{12} > w_{22}$)

s ve t'yi seçilim katsayıları olarak kullanarak A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2'nin uyum başarılarına sırasıyla $1 - s$, 1, $1 - t$ değerlerini verip A1 eşitliğinde yerlerine koyarsak

$$\Delta p = \frac{pq(-sp+tq)}{1 - sp^2 - tq^2} \quad \text{(A4)}$$

$\Delta p = 0$ olarak belirlendiğinde $sp=qt$ olması kararlı bir iç denge olduğunu gösterir. q yerine $1-p$ koyulduğu zaman p'nin eşitlik sıklığı $t/(s + t)$ olarak bulunur. Yani A_1 alelinin sıklığı A_2A_2 genotipine karşı seçilimin kuvvetiyle doğru orantılıdır.

4. Ayrı alellinin uyum başarısı iki aynı alelliden de düşük ($w_{11} > w_{12} < w_{22}$)

Bu bir önceki durumun tam tersi olduğu için, A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2'nin uyum başarılarına sırasıyla $1 + s$, 1, $1 + t$ değerlerini verelim, bu durumda alel sıklığının değişimini gösteren eşitlik aşağıdaki gibidir

$$\Delta p = \frac{pq(sp - tq)}{1 + sp^2 + tq^2} \quad \text{(A5)}$$

Δp $sp > tq$ olduğu sürece pozitif, $sp < tq$ olduğunda ise negatiftir. $\Delta p = 0$'a göre eşitlik p için çözülürse $p = t/(s + t)$ eşitliği bulunur, ancak bu kararlı bir eşitlik değildir. Örneğin, eğer $s = t$ ise, kararsız eşitlik $p = 0.5$'tir, ancak Δp $sp > tq$ olduğu zaman pozitiftir ($p > 0.5$ gibi) ve $sp < tq$ olduğu zaman negatiftir. Alel sıklığı $p = 1$ ve $p = 0$ olan iki kararlı eşitlikten birisine kayacaktır.

daki ayrı alellilere ya da başka genotiplere göre daha üstün bir uyum başarısına sahip olduğu zaman görülür.

Yararlı bir alel, eğer daha önceki çevre koşulları altında seçilimden olumlu veya olumsuz yönde etkilenmemişse, ya da değişik dengeleyici seçilim şekillerinden biri tarafından korunmamışsa (bkz. sayfa 280), başlangıçta oldukça yaygın olabilir. Öte yandan eğer bu yararlı alel yeni bir mutasyon yoluyla ortaya çıkmışsa ya da daha önce zararlı durumdayken yeni bir çevresel etken onu yararlı duruma getirmişse, bu alelin başlangıçta nadir bulunması olasıdır.

Başlangıçta sıklığı çok küçük iken hızla çoğalan yararlı bir alelin toplumu İSTİLA ettiği söylenir. *Çok ender bir alelin sıklığı artmazsa, bu alelin toplumda sabitlenme olasılığı yoktur.* Bu ilkeye göre, başlangıçta nadir olan alellerin sıklığı artmadığı için bazı olası uyarlanmaların evrimleşme olasılığı yoktur. Örneğin, zehirli mercan yılanı



Şekil 12.4 Kuzey Amerika'nın güneybatı eyaletlerindeki çöllerde yaşayan batı mercan yılanında (*Micrurus euryxanthus*) uyarıcı renklenme. Tehlikeli ve tadı kötü bir canlı türünde, dikkat çekici renklenme sergileyen bireylerin sıklığı yüksek olabilir. Bu durumda avcı türler, uyarıcı renklenmeye sahip canlıları tanır ve onlardan kaçınmayı kolayca öğrenir, ya da kaçınma evrimleşir. Bu gibi bir yeni ve nadir bir mutasyonun bireyleri deneyimsiz avcı türlerine kolayca görülebilir kılacağı dikkate alınınca, sıklığının toplumda nasıl arttığı bilinmemektedir. (Foto© John Cancalosi/naturepl.com).

(*Micrurus*) kırmızı, sarı ve siyah renklerle bezenmiş ve bu nedenle kolayca dikkat çeken bir yılandır (Şekil 12.4). Bu renklenme şekli, yılanın avcılarını uyarır ve caydırır. Bu nedenle bu rengi sergileyen genotipler üstün duruma geçerler. Başlangıçta mutasyon yoluyla ortaya çıkan çok az sayıdaki bu tip dikkat çekici yılanların görülmesi kolay olacak ve deneyimsiz avcı türler tarafından büyük bir olasılıkla öldürülecekleri için, bu renkli yılanların ilk olarak nasıl çoğalıp evrimleştiği sorusu uzun süre çözülememiştir. Baştan itibaren bütün mercan yılanlarının uyarıcı renklenme gösterdikleri kabul edilirse, avcı türlerin evrim süreci içinde onlara karşı isteksizlik geliştirdikleri düşünülebilir (bazı yırtıcı kuşlarda, mercan yılanlarına karşı doğuştan gelen bir korku ve isteksizlik olduğu bilinmektedir). Ancak mercan yılanlarındaki caydırıcı renk uyarlanmasının ilk olarak nasıl başladığı hâlâ bilinmemektedir (Bir olasılık avcıların, yaban arıları gibi, diğer parlak renkli ve lezzetsiz canlılardan edindikleri genel deneyimlerle, başlangıçtan itibaren parlak yılanlardan kaçınmayı öğrenmiş olmalarıdır).

Eğer ayrı alelli bir bireyin uyum başarısı iki aynı alelli bireyin uyum başarısının tam ortasında yer alıyorsa (örn., ayrı alelli bireydeki alellerden her ikisi de uyum başarısı değerleri bakımından birbirlerine üstünlük göstermiyorsa), o zaman yönlü seçilimin basit bir biçimi görülür. Üç genotipin sıklıkları ve uyum başarıları aşağıda verilmiştir:

Genotip	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Seçilimden önce sıklığı	p^2	$2pq$	q^2
Uyum başarısı	1	$1-(s/2)$	$1-s$

Uyum başarıları Kutu A'da bulunan A1 denklemine girilip, denklem çözüldüğü zaman üstün A_1 alelinin sıklığının her kuşakta aşağıdaki miktarda artacağı görülür

$$\Delta p = \frac{\frac{1}{2}spq}{1-sq} \tag{12.1}$$

Buradaki $(1 - sq)$ değeri ortalama uyum başarısına ($\bar{w}$) eşittir.

Denklem 12.1'e göre p ve q sıfırdan büyük olduğu sürece Δp değeri pozitif olur. Bu nedenle A_1 alelinin sıklığı gittikçe artacak ve en sonunda sabitlenecektir ($p = 1$ olacaktır), $p = 1$ *kalıcı denge halidir*. Alelin artış hızı Δp'nin büyüğü), formülün payından da görüleceği gibi seçilim katsayısı (s) ile alel sıklıklarının (p ve q'nun) büyüklükleri ile doğru orantılıdır. Bu nedenle evrimsel değişimin hızı lokustaki değişkenlikle doğru orantılıdır. (Seçilim zayıf olduğunda yaklaşık olarak $2pq$, ayrı alellilerin oranı ile orantılıdır.)

Eşitlik 12.1'in başka bir önemli özelliği de, s değeri sıfırdan büyük olduğu sürece Δp'nin pozitif olmasıdır. Bu nedenle, başka bir evrimsel faktör etkilemediği takdir-



Şekil 12.5 Kosta Rika'da yaşayan ve örtülü renklenme gösteren bir çekirgenin (kalydid) hatları düzensiz, biçimi kıvrıktır ve kanatlarında dikkat çekici damarlar bulunur. Bu görüntü böceğin kurumuş ve şekli bozulmuş bir yaprağa benzemesini sağlar (P. Naskecki'den).

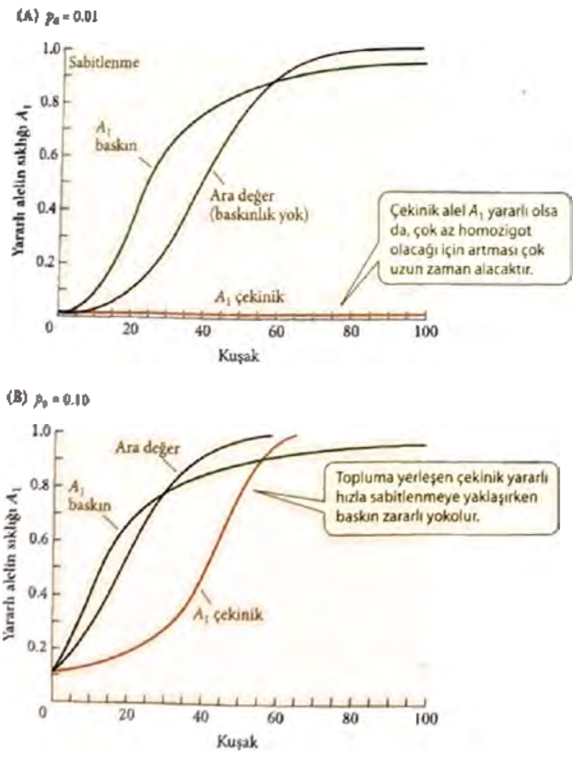
de, *bir özellik, yararı çok az bile olsa, doğal seçilim yoluyla eninde sonunda sabitlenir*. Bu nedenle, türler arasında —ilk bakışta oldukça önemsizmiş gibi görünen— çok küçük farklılıklar bile (bir sineğin vücudundaki kılların ya da bir yapraktaki damarların dağılımı gibi), uyarlanma olabilir. Bu ilke kusursuz görünen özelliklerin nasıl ortaya çıktığı açıklar. Örneğin, bazı çekirgeler, kanatlarında yaprak üzerindeki deliklere benzeyen saydam pencereler ve yaprak üzerinde bulunan yosun ve mantarlara benzeyen benekler sayesinde, ölü yapraklara şaşırtıcı benzerlik gösterirler (Şekil 12.5). Daha az ayrıntılı bir benzerliğin, avcı türlere karşı yeterli derecede koruyucu olacağı düşünülebilir. Daha az ayrıntılı örtülü renklenme yeterli korunma sağlayabilir ve bazı türlerin örtülü renklenmesi çok daha az çarpıcıdır, ancak bir benek hayatta kalma ihtimalini çok küçük bir miktarda arttırıyorsa seçilim yoluyla sabitlenir (Tekrar belirtelim ki bu durum, başka bir evrimsel etken araya girmediği sürece ortaya çıkar).

Yararlı bir alelin sıklığının, kuşaklar boyu nasıl arttığını açıklayan eşitlikler, aynı zamanda zararlı bir alelin sıklığının nasıl azaldığını da açıklar: Eğer sıklığı p olan A_1 aleli yararlı, sıklığı q olan A_2 aleli de zararlı ve $p + q = 1$ ise, o zaman $\Delta p = -\Delta q$ olur. Zararlı bir mutasyonun sıklığının azalmasına yol açan ya da onu eleyen bir seçilim, **arındırıcı seçilim** adını alır ve basitçe toplumda yaygın, üstünlük sağlayan aynı alelli (homozigot) genotipler için yönlü seçilimdir.

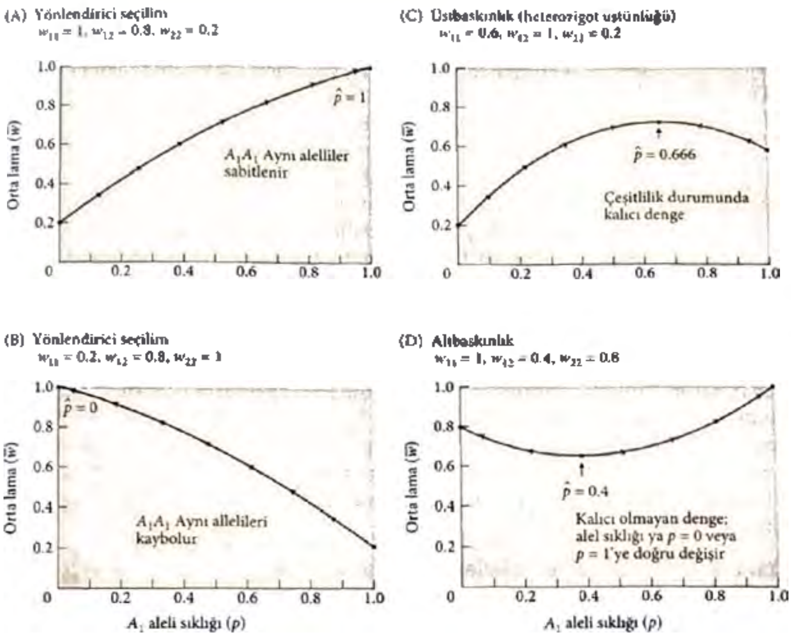
Yararlı bir alelin, seçilim yoluyla zararlı bir alelin yerine geçebilmesi için kaç kuşak gerektiği başlangıçtaki alel sıklığına, seçilim katsayısına, uyum başarısının baskınlık derecesine bağlıdır (Şekil 12.6). Baskın bir yararlı alelin sıklığı eğer alel baskınsa, ayrı alelli bireylerde de ifade edileceği için, çekinik olmasına göre, neredeyse tamamen ayrı alelliler tarafından taşınacağı yüksek bir sıklığa ulaşana kadar, daha hızlı artar. Bir baskın alel yüksek sıklığa ulaştıktan sonra zararlı alelin elenme hızı, neredeyse sadece ayrı alelli bireylerde bulunduğu ve baskın alel tarafından korunacağı için, düşer.

Denklem 12.1'den bir kuramsal sonuç daha çıkarılabilir. Eşitliğin paydası, toplumdaki bireylerin ortalama göreli uyum başarısıdır ($\bar{w}$) ve zararlı alelin sıklığı (q) azaldıkça artar. Doğal seçilim sürdükçe toplumun ortalama uyum başarısı da artar. (Şekil 12.7A) Bir benzetme yapılırsa, toplum, ortalama uyum başarısını zirveye ulaşana kadar arttırarak, bir tepeye tırmanmaktadır.

Son olarak denklem 12.1'e dayanarak seçilim katsayısını (s) hesaplayabiliriz. Bir lokus için toplumdaki genotiplerin oranları bilinirse (ki, bunlara dayanarak p ve q hesaplanabilir), ve bir sonraki kuşaktaki alel sıklıkları da bilinirse Δp'nin yaklaşık değeri), eşitlik s değeri için (se-



Şekil 12.6 Yararlı bir alelin(A_1) (A) p_0 = 0.01, (B) p_0= 0.10 başlangıç sıklıklarından itibren artması. Yeşil eğri yararlı A_1'in tam baskın, siyah eğri A_1'in kısmen baskın, kırmızı eğri A_1'in çekinik olması halinde, sıklığın artışını göstermektedir. Bu şekiller için s = 0.2 alınmıştır. Böylece, yararlı A_1 tam baskın olduğunda A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2 genotiplerinin uyum başarıları 1.0, 1.0 ve 0.8'dir. A_1 kısmen baskın olduğunda genotiplerin uyum başarıları sırasıyla 1.0, 0.9 ve 0.8; A_1 yararlı ve çekinik olduğunda da sırasıyla 1.0, 0.8, ve 0.8'dir.



Şekil 12.7 İki genotipin yaşarlılıkları farklı olduğunda ortalama uyum başarısının alel sıklığına göre grafikleri. Her grafik bir uyumsal topografiyi gösterir ve toplumun hareket ettiği bir zemin ya da yamaç olarak düşünülebilir. Her değeri için A_1 alelinin sıklığı (p) uyum başarısını arttıracak yönde ilerler. Oklar alel sıklığı değişiminin yönünü gösterir. (A) Yönlü seçilim. A_1A_1 genotipi üstündür: alel sıklığı değiştiği zaman denge sıklığı, p=1'e eşittir. (B) Göreli uyum başarılarının A grafiğindekinin, belki de farklı çevresel etkenlerden dolayı, tam tersi olduğu yönlü seçilim. Bu durumda üstün genotip A_2A_2'dir. (C) Üstbaskınlık (heterozigot üstünlüğü). Toplum her başlangıç noktasından polimorfik dengeye gelir. (D) Altbaskınlık (heterozigot yetersizliği). Şekildeki (p=0.4) gibi bir iç denge kararsızdır çünkü en ufak bir değişiklik toplumun iki denge durumundan (p=1 A_1'in sabitlenmesi ya da p=0 A_1'in kaybı) birine kaymasını sağlayacaktır. Bu nedenle bu eğri iki doruklu bir uyumsal topografiyi tanımlar. (Hartl ve Clark 1989'dan)

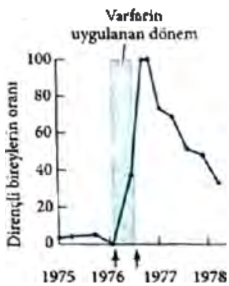
çilim katsayısı) kolayca çözülebilir. Seçilim katsayısı, doğal toplumlardaki farklı genotiplerin yaşama oranlarını (ya da uyum başarısının diğer bileşenlerini) tahmin etmek gibi, birkaç farklı yolla hesaplanabilir (Endler 1986).

YÖNLÜ SEÇİLİME ÖRNEKLER. Eğer bir lokus çok sayıda kuşak boyunca sürekli olarak yönlü seçilim altında kalmışsa, yararlı alel denge haline (sabitlenmeye, yani p = 1.0'e) yaklaşmış demektir. Bu nedenle yönlü seçilimin dinamikleri yakın geçmişte, örneğin insan etkisi sonucu, değişikliğe uğramış çevrelerde bulunan toplumlarda gözlenir. İnsan etkisiyle değiştirilmiş çevrelerde bulunup hızla evrimleşen canlı türlerinin pek çok örneği vardır. Bu değişikliklerin çoğu, bir sonraki bölümde tartışılan çok genli özelliklerde olur.

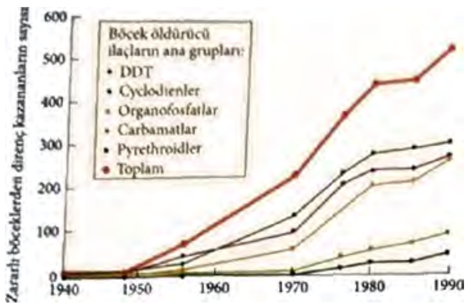
Hızla evrimleşen bir özelliğe örnek olarak kahverengi farelerde (*Rattus norvegicus*) gelişen varfarin direncini verebiliriz (Bishop 1981). Varfarin, kanın pıhtılaşması için gerekli bir kofaktör olan, K vitamininin yeniden oluşumunu sağlayan bir enzimi baskılar ve K vitamini üretimi düştüğü için fare ufak bir yaralanma sonucunda bile kan kaybından ölür. Bu lokusta ortaya çıkan bir mutasyon, enzimin yapısını değiştirir ve fareyi varfarine karşı dirençli kılar ancak, yapısı değişmiş enzimin K vitamini üretim hızı daha düşüktür ve fare vitamin için daha çok gıdaya ihtiyaç duyar.

İngiltere'de, bu farelere karşı 1953'de varfarin kullanılmaya başlandı ve 1958'de bazı toplumlarda varfarin direnci gözlendi. Farelere varfarin verildiği zaman, dirençli genotipler hayatta kalma açısından üstündür ve mutant alelin sıklığı hızla 1.0'a yaklaşır (Şekil 12.8). Zehir uygulaması yapılmadığında ise, dirençli olmayan genotipler vücutlarında K vitamini üretmede daha üstün olduklarından, dirençli genotiplerin toplumdaki oranı hızla azalmaya başlar.

Geçen yüzyılın ortalarından (1940'lardan) itibaren birçok böcek ve kene türünde böcek ilaçlarına karşı direnç evrimleşmeye başlamıştır (Metcalf ve Luckmann 1994; Roush ve Tabashnik 1990). Elli yıl içinde (1990'a kadar), 500'den fazla türün değişik toplumlarında en az bir veya daha fazla böcek ilacına karşı direnç geliştiği bilinmektedir (Şekil 12.9). Kolorado patates böceği (*Leptinotarsa decemlineata*) gibi birçok böcek türü, önemli böcek ilaçlarının hepsine direnç gösterecek şekilde evrimleşmişlerdir (Roush ve McKenzie 1987). Böceklerde direnç evrimi tarımda fiyatları önemli ölçüde arttırmakta; ayrıca sıtma gibi böceklerle taşınan birçok hastalıkla savaş için



Şekil 12.8 Galler'de (İngiltere) bir fare toplumunda varfarine dirençli bireylerin zehir uygulanmadan önce ve sonraki oranları. Zehir uygulaması başladıktan sonra toplumda dirençli bireylerin oranı hızla arttı, ancak uygulama durdurulunca azalmaya başladı (Bishop 1981'den).



Şekil 12.9 Beş farklı böcek ilacına karşı direncin evrimleştiği böcek türlerinin yıllara göre artışı. En üstteki eğri toplam dirençli tür sayısını gösterir (Metcalf ve Luckmann 1994'dan)

önemli bir engel oluşturmaktadır Hem bu nedenlerle, hem de böcek ilaçlarının doğal ekosistemlere ve insan sağlığına kötü etkileri nedeniyle, böceklerle savaşımda yeni ve alternatif yöntemler üzerinde araştırmalar yapılmaktadır.

Doğal böcek toplumlarında böcek ilaçlarına karşı evrimleşen direnç, çoğu kez, geniş etkisi olan tek bir mutasyona dayanmaktadır (Roush ve McKenzie 1987). Direnç aleli (R), duyarlı alele (r) karşı, çoğunlukla kısmi ya da tam baskınlık gösterir. Daha önce böcek ilacı uygulanmamış toplumlarda R alelinin sıklığı çok düşüktür, ancak böcek ilacı uygulamaya başlanıldıktan sonra iki veya üç yıl içinde, böcek ilaçlarının duyarlı genotipler üzerindeki öldürücü etkisi oldukça yüksek olduğundan, toplumdaki R alelinin sıklığı hızla sabitlenmeye doğru gider. Böcek ilaçlarının olmadığı bir çevrede ise dirençli genotiplerin uyum başarısı, duyarlı genotiplerin başarımından, % 5 ile 10 kadar daha düşüktür ve bunun sonucunda sıklıkları azalmaya başlar. Varfarine direncinde olduğu gibi, böceklerin böcek ilaçlarına gösterdiği bu tip bir direnç, **uyarlanma için ödenen bedel**, ya da **değiş-tokuş** olarak yorumlanabilir. Başka bir deyişle, yararlı olan bir özellik, en azından belirli çevre koşulları altında, bazı yan etkileri nedeniyle zararlı olabilir.

Doğal toplumlarda zararlı aleller

Kuramsal olarak, bir lokustaki en yararlı alelin yönlü seçilim yoluyla sabitlenmesi beklendiği halde zararlı aleller, yinelenen mutasyonlar ya da zararlı alelin yararlı olduğu çevre koşullarındaki bir toplumdan gen akışı sonucunda, topluma yeniden girdiği için varlıklarını sürdürür. Her iki durumda da zararlı alelin sıklığı, aradan belirli kuşaklar geçtikten sonra *kalıcı bir dengeye* ulaşır. Başka bir deyişle *bu kalıcı denge halinde, zararlı alelin seçilim yoluyla toplumdan ayıklanma hızı ile, alelin mutasyon veya göç yoluyla topluma giriş hızı dengelenir.*

SEÇİLİM VE MUTASYON. q sıklığında sıklıkları $p = 1 - q$ olan bütün diğer alellerden u mutasyon hızıyla ortaya çıkan bir A_2 aleli olduğunu varsayın. A_2 alelinin her kuşakta mutasyon katkısıyla artış hızı $u.p$, seçilim nedeniyle azalış hızı da $-spq^2/\bar{w}$ olacaktır (bkz. Formül A2, Kutu 12A). Denge haline ulaşınca artış hızı ile azalış hızı eşitlenir:

$$up = \frac{spq^2}{\bar{w}} \text{ olacaktır.}$$

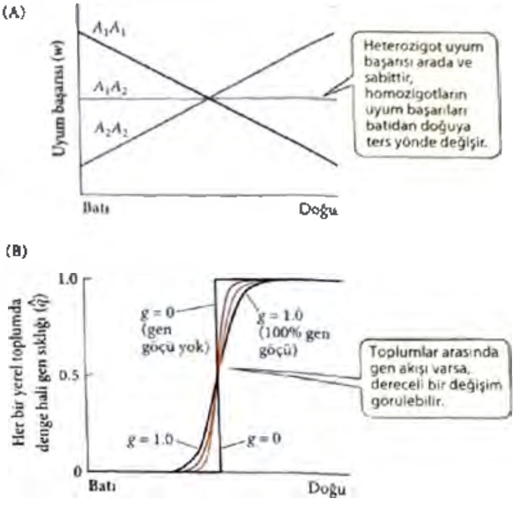
A_2 alelinin nadir olduğunu ve bu nedenle de $\bar{w}$'nin yaklaşık 1,0 olduğunu varsayalım, bu durumda q için çözelim. Sonuç denge sıklığıdır ve $\hat{q}^2 = u/s$ olarak bulunur.

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}} \text{ olduğu görülür.}$$

Yukarıdaki eşitlikte görüldüğü gibi zararlı bir alelin toplumda denge halinde iken sıklığı, mutasyon hızı ile doğru fakat seçilim katsayısı ile ters orantılıdır. Yani, eğer s değeri u değerinden çok büyükse, zararlı alel nadir olur. Örneğin, $s = 1$ ise (yani, A_2 çekinik, öldürücü bir alel ise) ve u 10^{-6} ise, denge halinde A_2 alelinin sıklığı $\hat{q} = 0.001$ olacaktır, ancak bu aleli taşıyan zigotların hemen hepsi ayrı alelli olacaktır. Eğer zararlı alel, kısmen veya tamamen baskın olsaydı, homozigot ve heterozigotlara karşı seçilim olacağı için, denge sıklığı daha küçük olacaktı. Bu MUTASYON-SEÇİLİM DENGESİ *Drosophila* toplumlarında (insanda ve pek çok başka türde olduğu gibi) pek çok kromozomun, heterozigot durumda uyum başarısını çok az düşüren ve homozigotken öldürücü olan aleller taşımasını açıklar.

SEÇİLİM VE GEN AKIŞI. Farklı çevre koşulları sıklıkla farklı alelleri üstün kılar. Bu durumda, eğer gen akışı yoksa bazı toplumlarda A_2 alelinin sıklığı bire eşit olurken

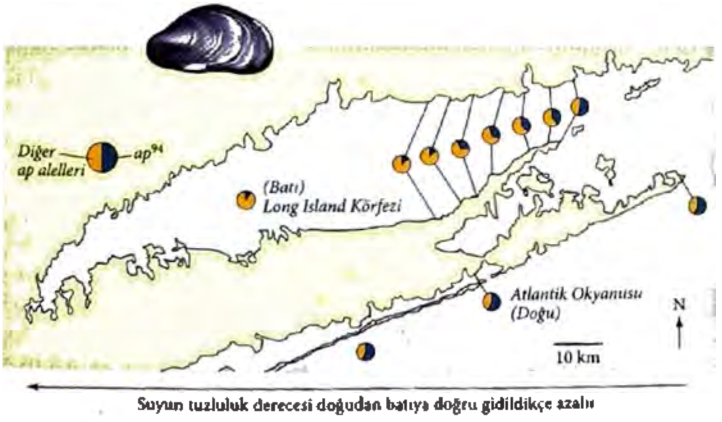
Şekil 12.10 Farklı genotiplerin uyum başarılarının bir çevresel faktörün değişimi boyunca dereceli bir farklılık gösterdiği coğrafi çeşitlilik. (A) A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 genotiplerinin uyum başarılarının (W_{11}, W_{12}, W_{22}) doğu batı ekseninde değişiminin grafiği. A_1A_1, A_2A_2'ye göre batıda daha uyumluyken, doğuda tam tersidir. (B) Dereceli değişim boyunca bulunan yerel toplumlarda A_2 sıklığı. Her eğri %0'dan (g=0) %100'e kadar (g=1) değişen gen göçünü belirtir. Gen göçünün hızı azaldıkça, alel sıklığındaki dereceli coğrafi değişen çeşitlilik daha dik ve keskin olur (Endler 1973).



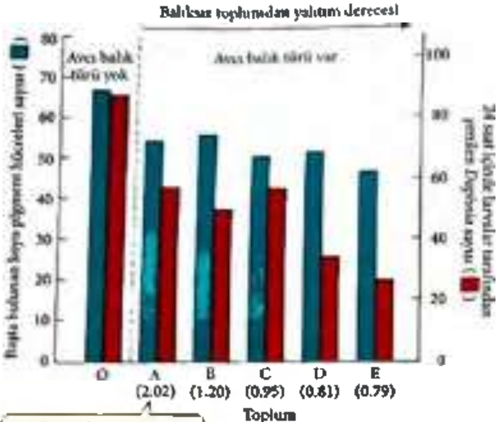
(yani, q = 1), diğer bazı toplumlarda da q = 0 olabilir. Toplumlar arası gen akışı her aleli zararlı olabileceği toplumlara sokabilir ve her toplumun alel sıklığı gen akışı ve seçilimle elenme hızlarına bağlı bir dengeye gelir ($\hat{q}$). Gen akışı toplum içi genetik çeşitliliğin artmasını sağlar. Eğer gen akışı seçilimden çok büyük ise, ufak ve farklı bir bölgede bulunan bir toplum çevredeki toplumlardan farklılaşmayacaktır (Lenormand 2002).

Eğer bir canlı türü, farklı genotiplerin uyum başarılarının değiştiği (Şekil 12.10A), dereceli bir çevresel değişim boyunca yayılım gösteriyorsa, toplumlar arasında gen akışı olmadığı durumlarda çevre şartları yavaş değiştiğinde alel sıklıklarında ani değişiklikler bekleriz (Şekil 12.10B). Bu olay, aynı alellilerden biri bir toplumda, diğeri de öteki toplumda en yüksek uyum başarısına sahip olduğu sürece devam eder. Eğer söz konusu toplumlar arasında *gen akışı olursa, o zaman birbirini izleyen komşu toplumların alel sıklıkları arasında ani değil, dereceli değişim olur.* Dereceli bir coğrafi değişim çeşitliliğin genişliği (başka bir deyişle q'nun, örneğin 0,2'den 0,8'e kadar değiştiği alanın uzunluğu) V/s'ye bağlıdır V ilgili alelin yayılış alanı genişliği, s bu alelin karşı seçilimim şiddetidir. Buna göre, eğer seçilim katsayısı gen akışından güçlü ise, o zaman toplumlar arasında daha keskin bir dereceli coğrafi değişim görülecektir.

Tuzluluğun batıdan doğuya arttığı 160 kilometre uzunluğunda olan Long Island Körfezi'nde yaşayan mavi midye (*Mytilus edulis*) türünün aminopeptidaz I lokusunda dereceli bir coğrafi değişim gösterir. Aminopeptidaz I enzimi, proteinlerin uç bölgelerinde bulunan aminoasitleri ayırarak serbest aminoasitlerin hücre içi derişiminin artmasını sağlamakta; böylece tuzlu sularda vücuttaki ozmotik dengeyi düzenlemektedir. Aminopeptidaz lokusunda (*ap*) birden fazla alel bulunabilir ap^{94} alelinin sıklığı, körfezin okyanusa açılan bölümündeki (ve Okyanustaki) toplumlarda yaklaşık 0,55 iken, körfezden batıya doğru gidildikçe, suyun tuzluluğunun azalmasına paralel olarak azalır ve batıda yaklaşık 0,12 olur (Şekil 12.11). Richard



Şekil 12.11 Long Island körfezinde ve çevresinde bulunan midye türü *Mytilus edulis* ap^{94} sıklığının (dairelerde renkli kısım) dağılımı. Suyun tuzluluğu arttıkça ap^{94} sıklığı 30 km boyunca hızla azalmaktadır. Bu dereceli coğrafi değişim gösteren çeşitlilik, ap^{94}'nin üstünlük sağladığı Okyanustan körfeze doğru sürekli larva akışına rağmen, ap^{94}'ye karşı seçilim kuşaktan kuşağa devam etmektedir (Koehn ve Hilbish 1987).



Şekil 12.12 Gen akışı *Ambystoma barbori* semenderinin larvalarının balıklar tarafından avlanmaya karşı uyarlanmasını azaltır. İki grafikte "balıksız" toplumlardaki (O) ortalama değerlerini ve balıklarla birlikte yaşayan beş toplumun balıksız toplumdan gittikçe daha çok yalıtıldığını gösterir. *Nm*, allozim alel sıklıklarına göre hesaplanan F_{st} değerlerine dayanarak, balıksız toplumlardan balıklı toplumlara ne kadar gen akışı olduğunun kestirimidir (bkz. Bölüm 10). Koyu renk (yeşil çubuklar), semender larvasının başındaki koyu renkli pigmentlerin yoğunluğunu gösterir, balıklı derelerde soluk larvalar üstündür. Kırmızı çubuklar semender larvalarının besin olarak *Daphnia* sağlandığı sonra da balık kokusuna maruz bırakıldıkları zaman beslenme hızını gösterir. Yavaş beslenme hızı ortamda balık bulunduğunda balıklarca avlanmaktan kaçmak için hareketsiz kalan larva toplumlarının bir göstergesidir. (Storfer ve Sih 1998 ve Storfer vd. 1999'dan)

Koehn, Jerry Hilbish (1987) vd., ap^{94} alelini taşıyan genotiplerde, diğer genotiplere göre daha yüksek aminopeptidaz I aktivitesi olduğunu bulmuşlardır. Ap^{94} genotiplerinde hücre içinde daha yüksek aminoasit derişimi olduğundan, bu genotipler tuzlu sularda üstün durumdadır. Daha az tuzlu sularda ise, ozmotik dengenin ayarlanması için, daha düşük aminoasit derişimi yeterli olur ve yüksek aminopeptidaz I aktivitesi, daha fazla enerji ve daha çok nitrojen tüketimine yol açtığı daha çok besin tüketilmesini gerektirdiği için zararlıdır. Araştırmacılar Körfez içinde ap^{94} alel sıklığının yeni yerleşmiş midyelerde yüksek olduğunu, ancak sıklığın midyeler yaşlandıkça düştüğünü bulmuştur, bu ap^{94} aleli taşıyan midyelerin daha yüksek ölüm oranı olduğunu düşündürür. Körfezde ap^{94} alelinin sürekli varlığının her kuşakta Okyanustan körfeze midye larvası göçüne bağlı olduğu görünür.

Bir topluma gen akışı, yerel toplumun kendi çevre koşullarına uyarlanma düzeyini azaltabilir. Örneğin, *Ambystoma barbouri* semenderlerinin sucul ortamda yaşayan larvaları, derelerde bir avcı balık türü ile birlikte bulunduklarında, avcı balığın olmadığı yerlere göre daha soluk renklenme gösterir soluk renkler arka fonla uyuşarak ortamda hayvana koruma sağlar ve avlanmayı azaltır. Balıkların bulunduğu ortamlarda yaşayan semender toplumları, balık kokusuna yüksek duyarlık gösterirler ve kokuyu algılayınca gizlenip hareketsiz kalırlar. Larvalar saklanıp hareketsiz kalırken, beslenmelerini yavaşlatmayı göze alırlar. Ayrıca, balıklı derelerde yaşayan, fakat "balıksız" derelerden devamlı göç alan larva toplumlarında, bu uyarlanmalardan hiç birisi aynı derecede gelişmemiştir (Şekil 12.12; Storfer ve Sih 1998; Storfer vd. 1999).

Dengeleyici Seçilimle Sürdürülen Çeşitlilik

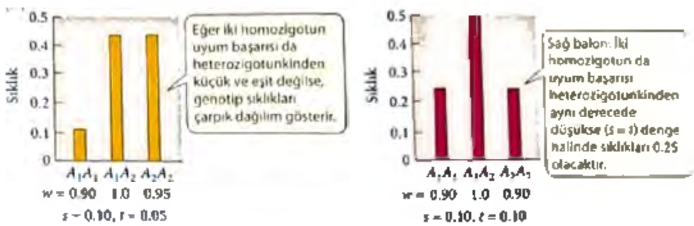
Seçilimle ilgili olarak şu klasik görüş 1940'lı yıllara kadar egemendi: Bir lokusun birden daha çok sayıda aleli olabilir ve en iyi alel ("yabanıl tip") doğal seçilim yoluyla sabitlenir, yani toplumda görülen çeşitliliğin tek kaynağı, mutasyon yoluyla ortaya çıkan ve arındırıcı seçilim yoluyla eninde sonunda elenecek, zararlı ve nadir genlerdir. Oysa doğal toplumlar üzerinde yapılan araştırmalar, Bölüm 9'da gördüğümüz gibi, bir toplumdaki çeşitliliğin başka pek çok kaynağı olduğunu göstermektedir. Bunlardan bazıları zayıf seçilime tabi zararlı aleller ortaya çıkaran tekrarlanan mutasyonlar, zararlı genlerin üstün oldukları farklı çevre şartlarından gelmesi olan gen akışı, yansız seçilim (genetik sürüklenme) ve doğal seçilim yoluyla çeşitliliğin sağlanmasıdır. Son hipotez, ekolojik genetikçi İngiliz E. B. Ford ile Theodosius Dobzhansky tarafından etkilenen Amerikan toplum genetikçileri tarafından ortaya konulmuştur. DENGE AKIMI adı verilen bu grup, bir toplumdaki genetik çeşitliliğin önemli bir bölümünün **dengeleyici** (çeşitliliği koruyan) **seçilim** sayesinde devam ettirildiğini savunur.

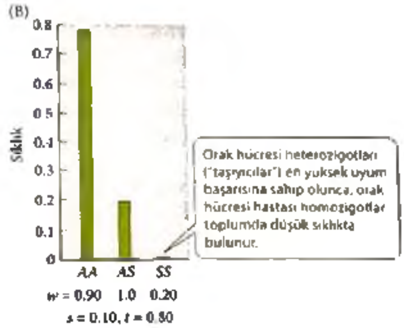
Birbirine karşıt bu iki görüş günümüz evrimsel genetikçileri tarafından desteklenmektedir ve doğal toplumlarda genetik çeşitliliğin kaynağını tam olarak bilinmemektedir. Sürekli ve kalıcı çeşitlilik, değişik seçilim modelleriyle açıklanabilmektedir; ancak toplum içi genetik çeşitliliğin ortaya çıkmasında bu modellerin ne derece etkili olduklarını henüz bilmiyoruz.

Heterozigot üstünlüğü

Eğer ayrı alelli bir genotip, aynı alelli her iki genotipten de üstün bir uyum başarısına sahipse, iki alel de, gametlerin birleşiminin her üç genotipi de oluşturabileceği, sonraki kuşaklara geçecektir. Bu gibi **heterozigot (ayrı alelli) üstünlüğüne, üstbaskınlık** ya da tek lokuslu melez azmanlığı adı da verilir. Heterozigot üstünlüğü, alel sıklıklarının homozigotların uyum başarıları arasındaki denge (ve seçilim katsayıları) tarafından belirlenen, kalıcı bir denge ile sonuçlanır (Şekil 12.13; ayrıca bkz. Kutu A ve Şekil 12.7C).

Bir ya da birçok lokusta ayrı alelli genotipler, aynı alelli genotiplere göre, genellikle daha yüksek uyum başarısına sahip gibi görünür. Örneğin, kendileşme çöküntüsü genelde yakın çiftleşmesi sonucu homozigot bireyler arttığında görülür (bkz. Bölüm 9). Bu olay, heterozigot üstünlüğünden daha çok baskınlıkla açıklanabilir: kendileşme olan hatlarda, zararlı çekinik aleller aynı alelli olur. Aynı şekilde, tek lokus bakımından ayrı alelli bireylerin (*Aa*), aynı alelli bireylere (*AA*, *aa*) göre daha yüksek uyum başarısına sahip olduğunu göstermek çok zor olabilir. Bir toplumda *A* ve *B* alellerinin yararlı ve baskın, *a* ve *b* alellerinin de zararlı ve çekinik aleller olduklarını; bu iki lokusun çok yakın bağlantı gösterdiğini (kromozom parçası değiş-tokuşu olmadığını) ve toplumdaki kromozomların çok büyük bir bölümünün de Ab ve aB alellerini taşıdığını varsayalım. Her biri zayıflatan bir çekiniği anlatan *Ab//Ab*, *aB//aB* ve *Ab//aB* homozigot genotipleri, ayrı alelli *Ab//aB* genotipine göre daha düşük uyum başarısına sahip olur. Eğer sadece bir lokusun fenotipik etkisinin farkında olsaydık, üstbaskınlık sergiliyormuş gibi görünecekti. Bu gibi sahte heterozigot üstünlüğüne **birliktelik sonucu üstbaskınlık** adı verilir.





Şekil 12.13 (A) Üstbaskınlık olan bir lokusta homozigotların farklı uyum başarısı değerlerinde genotiplerin kalıcı denge halindeki sıklıkları. A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2 genotiplerinin göreli uyum başarıları 1-*s*, 1, 1-*t* ve *s* ile *t*'nin (seçilim katsayıları) değerleri grafiklerin altlarında verilmiştir. (B) Orak hücresi hemoglobini polimorfizminin, sıtmaya maruz kalan bir Afrika toplumunda hesaplanan uyum başarılarına göre, beklenen sıklıkları. *AA* normal homozigotlar, *AS* orak hücresi taşıyıcılarını, *SS* orak hücresi anemisi olan bireyleri gösterir.

Uyum başarısında üstbaskınlık birkaç durumda iyi belgelenmiştir. *Arabidopsis thaliana* bitkisinde ayrı alelli bireylerin yaşamda kalma oranı aynı alelli bireylerinkinden daha yüksektir, ama bunun nedeni bilinmemektedir (Mitchell-Olds 1995). Heterozigot üstünlüğünün en iyi anlaşılmış örneği Afrika ve Akdeniz bölgesinde yaşayan bazı toplumlarda, β-hemoglobin lokusundadır (Cavalli-Sforza ve Bodmer 1971). Bu lokusun bir aleli, normal hemoglobinden bir amino asit yerine geçmesiyle farklı olan, orak hücresi (*S*) hemoglobinini kodlar. Düşük oksijen derişiminde, *S* hemoglobini, oksijeni düşük etkinlikte taşıyan ve alyuvarların kolayca parçalanabilen orak biçimini almasına neden olan, uzun kristaller oluşturur. Heterozigotlar (*AS*) hafif derecede kansızdırlar, homozigotlar (*SS*) ise şiddetli kansızlık geçirip genelde üreyemeden ölürler. "Normal" aynı alelliler (*AA*) ayrı alellilere (*AS*) göre sıtma sonucu daha yüksek ölüm oranına sahiptir, çünkü sıtmaya neden olan protozoanlar (*Plasmodium falciparum*), alyuvarlarda ürerler. Ayrı alellilerin alyuvarları daha hızlı parçalandığı için *Plasmodium*'un çoğalması engellenir. Bunların sonucu olarak ayrı alelli bireyler, her iki aynı alelliye göre daha yüksek yaşama oranına sahiptir (Şekil 12.13B) ve Afrika'da sıtmanın yaygın olduğu bazı bölgelerde *S* aleli sıklığı oldukça ($q = 0.13$) yüksektir. (Göreli uyum başarısı değerleri $W_{AA} = 0.89$, $W_{AS} = 1.0$, $W_{SS} = 0.20$ olarak kestirilmiştir) Bu örnekteki heterozigot üstünlüğü, BIRBIRINE KARŞIT IKI SEÇILIM GÜCÜNÜN (anemi ve sıtma) sağladığı denge ile ortaya çıkmaktadır. Bu dengeleyici seçilimin yerini, sıtmanın olmadığı bölgelerde (*A* genotipi en yüksek göreli başarım değerine sahip olduğu için, yönlü seçilim almaktadır. Sıtmayla karşılaşmayan Afrika kökenli Amerikalılarda, *S* aleli sıklığı yaklaşık 0.05'tir, ve ölüm oranının etkisiyle düştüğü düşünülmektedir.

Orak hücresi hemoglobini, yılda yaklaşık iki milyon kadar insanın ölümüne yol açan sıtmaya direnç gösteren çeşitli polimorfik genotiplerden sadece birisidir. Thalassemia tropik ve ılıman (sub-tropik) bölgede yaşayan pek çok insan toplumunda yüksek sıklıkta bulunur ve değişik nokta mutasyonları ve büyük eksilmeler sonucu α- veya β-hemoglobin molekülü zincirlerinin sentezlenmesini kısmen veya tamamen engeller. Thalassemia sıtmaya dirençle bağlıdır, ancak ayrı alellile-

rin aynı alellilere göre daha yüksek uyum başarısına sahip olup olmadıkları henüz bilinmemektedir (Clegg ve Weatherall 1999). *G6PD* lokusundan kodlanan ve sıtma hastalığı ile bağlantısı olan başka bir çeşitlilik olayı ise bu bölümde daha sonra anlatılacaktır.

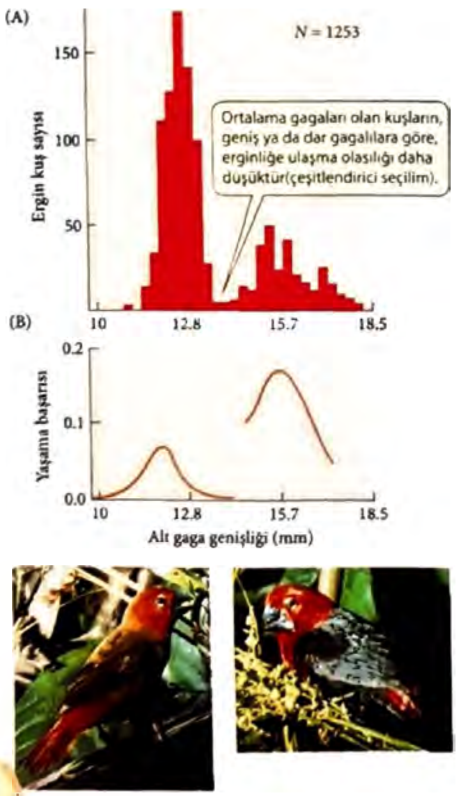
Karşıt ve değişen seçilim

Orak hücresi polimorfizminde etkili karşıt güçler, heterozigot en yüksek uyum başarısına sahip olduğu için polimorfizmi koruyan, **karşıt seçilime** güzel bir örnektir. Ayrı alelliler en yüksek uyum başarısına sahip değillerse, karşıt yönde seçilim çeşitliliğin devamlılığını sağlamaz (Curtsinger vd. 1994). Örneğin, bir böcek türünün larva evresinde A_1A_1, A_1A_2 genotiplerinin yaşama oranının 0.5, A_2A_2 genotipininkinin ise 0.4 olduğunu; gelen pupa evresinde yaşama oranlarının sırasıyla 0.6 ve 0.9 olduğunu varsayalım. Başka bir deyişle, A_1 alelinin A_2 aleline göre yaşama oranını larva evresinde yükseltirken, pupa evresinde düşürür. A_1A_1 ve A_1A_2 genotipleri için erginliğe ulaşan bireylerin oranı (0.5)(0.6)= 0.30 iken, A_2A_2 genotipi için (0.4) (0.9) = 0.36'dır. Bu durumda A_2 aleli net bir seçilim üstünlüğüne sahiptir ve sonunda toplumda A_2 aleli sabitlenecektir.

Tek bir üreyen toplumda, dalgalanan çevre farklı kuşaklarda (ZAMAN BOYUTUNDA DALGALANMA) farklı genotipleri üstün kılabilir, ya da farklı genotipler farklı mikrohabitatlara (UZAY BOYUTUNDA DALGALANMA) daha yüksek uyum gösterebilir. Karşıt seçilim gibi, çevre çeşitliliği, bazı durumlarda *genetik çeşitliliği korusa da her zaman bu yöne işlemez* (Felsenstein 1976, Hedrick 1986).

Çevrede zamana bağlı dalgalanmalar bir alelin sabitlenmeye yaklaşmasını yavaşlatabilir, ancak genelde birden fazla aleli uzun süre korumaz. Çevrede uzay boyutunda çeşitlilik eğer bir toplumdaki farklı homozigotlar farklı mikrohabitatlara ya da farklı kaynakları kullanmaya uyarlanmışsa, yani farklı nişleri varsa, büyük olasılıkla polimorfizmi korur (Bu duruma zaman zaman **çoklu niş çeşitliliği** adı verilir). Kalıcı ve kararlı çoklu niş çeşitliliği, belirli genotiplerin sadece belirli çevre koşullarını seçtiği ve yaşamını orada sürdürdüğü durumlarda daha sık gerçekleşir. Ayrıca, "sert" seçilimden çok, "yumuşak" seçilimin olduğu durumlarda da daha sık görülür. Eğer bir mikrohabitatta yaşayabilme, sınırlayıcı bir çevresel faktör (örneğin, kıt yiyecek veya barınak miktarı) yüzünden, rakipler arasında meydana gelen çekişmeye bağlı ise, bunun sonucunda da *göreli* üstün genotipler daha yüksek yaşama şansına sahipse, böyle bir seçilime YUMUŞAK SEÇİLİM adı verilir. Bu durumda yumuşak seçilim, birey sayısını değil, genotip sıklığını belirler. SERT SEÇİLİM'de ise, bir mikrohabitatta yaşamda kalabilme şansı, toplum yoğunluğuna veya rakiplerin göreli gücüne değil, bir genotipin *mutlak* uyum başarısına bağlıdır. Bu durumda ise sert seçilim, genotip sıklıklarını belirlemekle kalmaz, yaşayan ergin bireylerin sayısını da belirler. (Örneğin, böcek öldürücü direncinin seçilimi sert olabilir, çünkü bir böceğin yaşayabilmesi, dirençli ya da duyarlı genotipte olmasına bağlıdır. Öbür taraftan, eğer kısa hortumlu arılar üstün, uzun hortumlu arıların bulunmadığı ortamlarda yüksek başarı gösteriyorsa o zaman çiçekten daha hızlı nektar alınmasını sağlayan uzun hortumun evrimi yumuşak seçilimdir).

Siyah-karınlı tohumkıran kuşu (*Pyrenestes ostrinus*) çoklu niş çeşitliliğine güzel bir örnektir (Smith 1993). Bu Afrika ispinozunun toplumları, gaga genişliğinin sıklık dağılımı bakımından iki-tepeli normal dağılım sergiler (Şekil 12.14A). Geniş gagalı bireyler ile dar gagalı bireyler arasındaki farklılığın, bir alelle bağlı



Şekil 12.14 Siyah karınlı tohumkıran kuşunda çoklu niş polimorfizmi. (A) Halkalanmış genç kuşların alt gaga büyüklüğünün bir ölçüsü olan gaga genişliğine göre erginliğe erişme olasılığı. (B) Alt gaga genişliğinin ergin bireyler arasında dağılımı iki modludur. Küçük ve büyük gagalı bireyler alt tarafta solda ve sağda görülmektedir. (Smith 1993; fotoğraf ve grafikler Thomas B. Smith'ten)

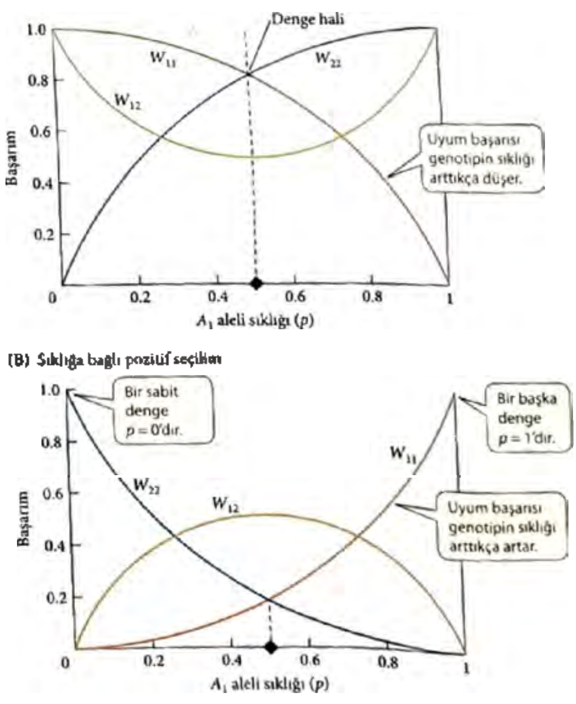
olduğu düşünülmektedir. Bu iki biçim tohumlarını yiyebildikleri bitkiler açısından farklıdır, geniş gagalı kuşlar sert tohumları, dar gagalı kuşlar yumuşak tohumları kolay parçalayıp yerler. Smith, 2700'den fazla yavru kuşu halkalamış gagaları orta genişlikte olan kuşların, gagaları daha geniş ve daha dar olanlara göre daha az yaşadıklarını bulmuştur (Şekil 12.14B). Bu farklı genotiplerin, farklı doğal kaynaklardan birisi için diğerlerine göre daha yüksek uyum başarısı göstermelerinin, toplumda çeşitliliğin korunmasına yardımcı olduğunu gösterir.

Sıklığa bağlı seçilim

Şimdiye kadar anlatılan seçilim modellerinde, her genotipin uyum başarısının belirli çevre koşulları altında aynı kaldığını varsaymıştık. Oysa çoğu kez, *belirli bir genotipin uyum başarısı, o genotipin toplumdaki sıklığına bağlı olarak değişir*. Bu tip bir seçilim sıklığa **bağlı seçilim** adını alır. Böyle bir seçilim altında bulunan toplumlarda, değişik lokuslar bakımından genetik çeşitlilik korunur. Sıklığa bağlı seçilim, Bölüm 14'de göreceğimiz gibi hayvan davranışları dahil evrimsel açıdan pek çok önemli sonuç doğurur.

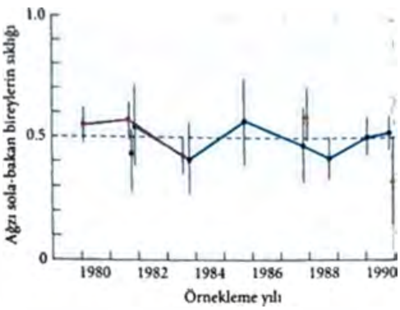
SIKLIKLA TERS ORANTILI SEÇİLİM. Bir toplumdaki nadir genotipler, toplumdaki diğer genotiplere göre yüksek uyum başarısına sahip olurlarsa, **sıklıkla ters orantılı seçilim** söz konusudur. (Şekil 12.15A). Örneğin, baskın bir alelin (A_1A_1 ve A_1A_2 genotiplerinin) birey başına hayatta kalma ya da üreme oranı alel ender olduğunda en yüksekken alel yaygınlaştıkça düşebilir, aynı durum çekinik alel (A_2A_2 genotipi) içinde geçerlidir. Yani A_2 alelinin sıklığı yüksek olduğunda düşüşe geçer çünkü A_2A_2 genotipinin uyum başarısı A_1A_1 ve A_1A_2 genotiplerininkinden düşüktür, aynı şey A_1 aleli için de geçerlidir. Başlangıç sıklıklar ne olursa olsun, bir dengeye ulaşırlar (*örn.* $q^2 = 0.5$ olduğu zaman). Bu noktada, iki fenotip ortalama uyum başarıları birbirine eşittir ve birbirlerine karşı üstünlükleri yoktur.

Sıklıkla ters orantılı seçilim birçok canlı türünde görülür. Bunun en güzel örneklerinden biri bitki türlerinde kendi-kendini-döllemeyi engelleyen (çapraz-döllenmeyi zorunlu kılan) alellerdir. Belirli bir aleli taşıyan polen, aynı aleli taşıyan tepecik üzerinde çimlenemez ve orada polen tüpü oluşturamaz. Örneğin, üç alelli bir lokusun döllenmede görev aldığını varsayalım. Aleller S_1, S_2 ve S_3 olsun. S_1 alelini taşıyan polen sadece S_2S_3 genotiplerini dölleyecek; S_1S_2 ve S_1S_3 genotiplerini dölleyemeyecektir. Aynı şekilde, S_2 polenleri sadece S_1S_3 genotiplerini; S_3 polenleri de sadece S_1S_2 genotiplerini dölleyecektir (bitkilerin bu lokusta homozigot olamayacağına dikkat edin). Eğer toplumda yeni bir S aleli (örneğin, S_4) ortaya çıkarsa, S_4 poleni toplumdaki tüm bireyleri dölleyebileceği için, başlangıçta çok az olan sıklığı hızla yükselecek, ancak birkaç kuşak sonra sıklıkla ters orantılı seçilim, S_4 aleli için de işlemeye başlayacaktır. Bu mekanizmaya göre, bir bitki toplumunda kendi-kendini-döllemeyi engelleyen k sayıda alel bulunabilir (öyle ki, bazı türlerde k sayısı yüzlerce olabilir). Denge halinde iken her bir alelin sıklığı birbirine (bu da $1/k$ değerine) eşit olur.



Şekil 12.15 Bir genotipin uyum başarısının toplumdaki sıklığına göre değiştiği, sıklığa bağlı seçilimin iki şekli. (A) Sıklıkla ters orantılı ters seçilim. Bir genotipin uyum başarısı, alel sıklıklarına (A_1'in sıklığı p) bağlı olarak düşer. $s=1$ için hesaplanan bu modelde, A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2' nin uyum başarıları $W_{11} = 1\text{-}sp^2$ $W_{12} = 1\text{-}spq$ ve $W_{22} = 1\text{-}sq^2$'dir. $p=q=0.5$'te kararlı bir denge vardır. (B) Bir genotipin uyum başarısının sıklığıyla arttığı, sıklığa bağlı pozitif seçilim. A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2'nin uyum başarıları $W_{11} = 1+sp^2$ $W_{12} = 1+spq$ ve $W_{22} = 1+sq^2$ olur.(Hartl ve Clark 1989'dan)





Şekil 12.16 Pul yiyici siklit *Perissodus microlepis*'te sıklıkla ters orantılı seçilime dayalı polimorfizm. (A) Ağzı sağa bakan bireyler ve ağzı sola bakan bireyler, kurbanlarına ters taraftan saldırır. (B) Tanganika Gölü'nün kıyısında iki ayrı bölgede ağzı sola bakan bireylerin sıklığının dalgalanması. (B Hori 1993'ten)

Sıklığa bağımlı seçilimi açıklayan etkileyici bir araştırma, Tanganika Gölünde yaşayan, siklit balıklarına arkadan yaklaşıp yan taraftan kopardıkları balık pullarıyla beslenen, siklit balığı (*Perissodus microlepsis*) üzerinde Tanganika gölünde yapılmıştır (M. Hori, 1993). Bu balıkların ağız yapısı sağa, ya da sola yönelir (Şekil 12.16A). Ağzı-sağa bakan bireyler, avlarının arka sol tarafından; ağzı-sola bakan bireyler de avlarının arka sağ tarafından yaklaşırlar. İki alelli bir lokus tarafından kontrol edildiği düşünülen iki ağız yapısının sıklığı, küçük iniş-çıkışlarla, 0.5 civarında (dengede) kalmaktadır (Şekil 12.16B). Sıklıklardaki kararlılık avın kaçış ve korunma davranışıyla sağlanır: Toplumda ağzı sağa bakan bireyler çoğaldıkça, av sol tarafını daha çok korumaktadır, bunun sonucu olarak sağ taraftan yaklaşanlar (ağzı-sola bakanlar) daha iyi beslenme şansına sahip olmakta ve hızla çoğalmaktadır. Aynı şekilde ağzı sağa bakanlar, ağzı sola bakan biçim yaygın olduğunda üstün beslenme başarısına sahip olur.

Genotipler arasında kaynaklar için çekişme (yumuşak seçilim) olduğu zaman, sıklığa bağlı seçilim daha sık görülür. Genetik olarak belirlenen P_1 ve P_2 fenotiplerinin her ikisinin de K_1 ve K_2 kaynaklarını kullanabildiğini, ancak P_1 fenotipinin K_1 kaynağını, P_2 genotipi de K_2 kaynağını kullanmada daha üstün olduğunu varsayın. Eğer toplumda P_1 nadirse, her P_1 bireyi K_1 kaynağı için çekişme açısından zayıf olan P_2 ile çekişeceklerinden P_1 fenotipinin birey başına nüfus artışı göreli olarak hızlı olur. Toplumdaki P_1 bireylerinin sayısı arttıkça, K_1 kaynağı için çekişen bireylerin sayısı artacak; böylece P_1 bireylerinin nüfus artış hızı, P_2'ye oranla azalacaktır. Aynı örüntü P_2 fenotipi için de geçerlidir.

Bu olgu, hem eşeyli hem de çelik yoluyla üreyebilen bir ot (*Anthoxanthum odoratum*) türü üzerinde yapılan araştırmalarla deneysel olarak gösterilmiştir. Norman Ellstrand ve Janis Antonovics (1984), bu bitkiden çelikler alıp bunları doğal çevre koşulları altında yetiştirmişlerdir. Kurdukları deneme deseninde ortaya, "odak" olan çelikle üreyen bireyi; onun yakın çevresinde de onunla çekişecek diğer bireyleri yetiştirmişlerdir. Desenlemeyi yaparken, bazı bireylerin yakın çevresinde sadece kendisi ile aynı genotipte bireyleri dikmişler; başka bireylerinin yakın çevresine de kendilerinden farklı genotipte bireyleri dikmişlerdir. Bir büyüme mevsimi sonunda, yakın çevresinde farklı genotipler bulunan bireyler, yakın çevresinde farklı genotipler bulunan bireylere göre daha iyi gelişmiş ve daha çok tohum vermiştir (yani, daha yüksek uyum başarısı göstermişlerdir). Burada görüldüğü gibi, farklı genotipte olan komşu bireyler mevcut kaynakları (örneğin, toprakta az bulunan bazı besin elementlerini) farklı derecelerde kullandıkları için aralarındaki çekişmeyi en düşük düzeyde tutmuş ve daha iyi gelişmişlerdir. Aynı genotipteki bireylerin aynı büyüme ortamında çok sayıda bulunması ise, sınırlı kaynaklar için aralarında daha şiddetli bir çekişmeye yol açmıştır, bunun sonucunda sıklıkla ters orantılı seçilim gerçekleşir. Bu gerçeği dikkate alan tarımcılar, aynı alana bir türden tek bir bitki çeşidini ekerek değil, farklı çeşitleri belirli düzenlerde karıştırıp ekerek daha çok verim elde ederler.

EŞEY ORANININ EVRİMİ. Hayvan türlerinin çoğunda eşeylerin oranı neden birbirine eşittir. Bu soru uzun yıllar kafa karıştırmıştır. Eşey oranının evrimi grup seçilimi ile oluyorsa, daha çok dişi birey bulunması toplumun daha hızlı çoğalmasını sağlayacağı için, eşey oranının dişiler lehine olması beklenir. Ama eğer eşey oranının

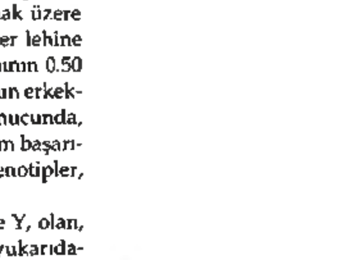
evrimi birey seçilimi ile oluyorsa ve bütün dişi bireyler (ortalama olarak) aynı sayıda yavru yapıyorlarsa, eşit eşey oranı üreten bir genotip diğerlerine göre niçin daha üstün olmaktadır?

Bu bilmece, her bireyin bir annesi bir de babası olması gerektiğini göz önünde bulunduran, büyük toplum genetikçisi R. A. Fisher (1930) tarafından çözülmüştür. Her dişi ve erkek bir sonraki kuşağa eşit oranda katkı yapmaktadır ve bu nedenle iki eşey aynı ortalama uyum başarısına sahiptir. Bu nedenle, ikinci ya da daha sonraki kuşaklar dikkate alınınca, eşit sayıda erkek ve dişi yavru yapmayan genotiplerin torunlarının (ve onlardan türeyen bireylerin) sayısı değişecek; sonuçta bunların uyum başarısı da farklı olacaktır.

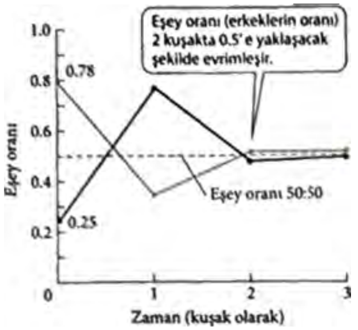
Bu durumu daha net biçimde açıklamak için önce eşey oranı kavramını, *toplumdaki erkek bireylerin oranı* tanımlayalım ve toplumun eşey oranını (TOPLUMSAL EŞEY ORANI); dişi bireyin yavruları arasındaki erkek bireylerin oranından (BİREYSEL-EŞEY-ORANI) ayıralım. Rastgele çiftleşen büyük bir toplumda, belirli bir bireysel eşey oranına sahip bir genotipin uyum başarısı, öncelikle, değişik bireysel eşey oranına sahip genotiplerin toplumdaki sıklığına bağlı olan, toplumsal eşey oranına bağlıdır. Eşeyli üreyen bir toplumda azınlıkta olan eşeyin birey başına ortalama üreme başarısı, çoğunlukta olan eşeyin üreme başarısından daha yüksek olduğu için, tüm toplum dikkate alınınca, seçilim, bireysel eşey oranı azınlıktaki eşey tarafında olan genotipler lehine işler.

Örneğin, bir toplumda eşey oranının 0.25 (üç dişi bir erkek) olduğunu varsayalım. Ayrıca, her dişi bireyin 4 yavru yaptığını varsayalım. Dişilerin ortalama 4 yavrusu olacaktır, ama her erkek (ortalama 3'er dişiyle çiftleşeceği için) bireyin 12 yavrusu olacaktır. Yani her dişi bireyin kızlarından dörder tane ve oğlundan 12 tane, toplam $(3 \times 4) = 12 + (1 \times 12) = 24$ adet torunu olacaktır. Bu aşamada topluma eşey oranı 0.50 (iki kız, iki oğul) olan nadir bir dişi genotip geldiğini ve varsayalım. Bu bireylerin, kızlarından 8 $(2 \times 4 = 8)$, oğullarından 24 $(2 \times 12 = 24)$ olmak üzere toplam 32 torunu olacaktır. Bu durumda, daha önce eşey oranının dişiler lehine olduğu toplumda, nadir genotipler hızla çoğalacak ve bireysel eşey oranının 0.50 olmasını sağlayan alelin sıklığı gittikçe artacaktır. Aynı şekilde eşey oranının erkekler lehine olduğu bir toplumda dişi lehinde aleller yayılacaktır. Bunun sonucunda, toplumda eşey oranının eşit olmasını (0.50) sağlayan genotip yüksek uyum başarısına sahip olacaktır (Şekil 12.17). (Bölüm 14'de göreceğimiz gibi, böyle genotipler, EVRİMSEL OLARAK KARARLI STRATEJİ'yi (EKS) temsil eden genotiplerdir).

Alexandra Basolo (1994), eşeyi kontrol eden üç kromozomu, W, X ve Y, olan, benekli alaca balığı (*Xiphophorus maculatus*) üzerinde yaptığı denemelerle yukarıdaki kuramın doğruluğunu sınamıştır. Dişi bireyler XX, WX ve WY kromozomlarını; erkek bireyler de XY ve YY kromozomlarını taşırlar. Toplumda altı çeşit eşleşme mümkündür (XX ile XY, XX ile YY, WX ile XY vb. arasında). Eşleşmelerden ortaya çıkan erkek evlat oranı, eşleşme şekillerinden dördünde 0.50; XX ile YY eşleşmesinde 1.0 (hepsi erkek); WX ile XY eşleşmesinde ise 0.25'tir. Görüldüğü gibi, BEO bakımından genotipler arasında farklar vardır. Basolo, bu kromozomlardan her birini farklı sıklıklarda içerecek şekilde deneysel toplumlar oluşturmuştur (renklenme desenlerine bağlı olarak, kromozom sıklıklarını da izleyebiliyordu). Bunlardan iki toplumu (erkek birey oranı 0.25 olan ile 0.78 olanı) yakından izledi. Fisher'in kuramında öngörüldüğü gibi, her iki toplumda da eşey oranı aradan sadece iki kuşak geçtikten sonra, hemen hemen 0.50 düzeyine geldi (Şekil 12.18).



Şekil 12.17 Eşey oranının sıklığa dayalı seçilimi. Eşey oranı (*s*, bireyin dölleri arasında erkeklerin oranı) farklı olan mutantlar ortaya çıkabilir. Böyle bir mutantın, torunlarının ortalama sayısına dayalı, uyum başarısı toplumun eşey oranına (*S*) bağlıdır. Toplumdaki bireylerin ortalama uyum başarısı 2'ye eşittir. *S*=0.25 olduğunda, yani toplumun %25'i erkek olduğunda, bir mutantın uyum başarısı dölleri arasında oğullarının oranına bağlıdır ve eğer bu oran 0.25'ten büyükse uyum başarısı topluma göre daha büyüktür. Bu nedenle bu gibi bir mutantın sıklığı artacaktır. Diğer taraftan eğer *S*=0.75 ise, bir mutantın uyum başarısı kendi eşey oranıyla ters orantılı olacaktır ve *s* 0.75'ten küçük olduğu zaman uyum başarısı artacaktır. (Charnov 1982'den)



Şekil 12.18 Benekli alaca balığının eşey oranı (erkeklerin toplumda bulunma oranı) 0.25 ve 0.78 olan iki deney toplumunda eşey oranının zamanla değişimi. İki toplumda da eşey oranı yalnızca iki kuşak sonra 0.50 düzeyine gelmiştir. (Basolo 1994)

Evrimsel Değişimin Çoklu Sonuçları

Evrimin önemli ilkelerinden birisi şudur: Evrimin yörüngesinin ya da genetik değişimlerin ne olacağı, evrime konu olan toplumun başlangıçtaki genetik yapısına bağlıdır. Bu nedenle, *bir toplumun evrimini, onun daha önceki evrimsel tarihi belirler.* Aşağıdaki örnekler (sıklıkla orantılı seçilim ve ayrı alellilik zararı), evrimde çok yönlü sonuçlara (**çoklu kalıcı dengelere**) yol açan iki önemli etkendir.

Sıklıkla orantılı seçilim

Bir genotipin toplumdaki oranı arttıkça o genotipin uyum başarısı da artıyorsa, bu toplumda o genotip bakımından **sıklıkla orantılı seçilim** var demektir. Bu olay sonucunda, başlangıç sıklığı yüksek olan alel, eninde-sonunda toplumda sabitlenecektir (bkz. Şekil 12.15B).

Örneği kötü tatlı tropik kelebek *Heliconius erato*'nun renklenmeleri farklı birçok coğrafi ırkı vardır. Her ırk monomorfiktir. Komşu coğrafi ırklar sadece birkaç kilometre genişliğinde bölgelerde çiftleşebilirler. Bu türün renklenmesinin coğrafi örüntüsü bir başka tatsız *Heliconius* türününkine koşuttur, bu Müller öykünmeci korunmasına çarpıcı bir örnektir (Şekil 12.19). Bu türlerden herhangi birisine ait bir bireyle tatsız bir deneyim yaşayan bir avcı bu türlerin hiçbir bireyine dokunmamaktadır.

James Mallet ve Nichola Barton (1989), *H. erato* türü üzerinde yaptıkları araştırmalarda, bir coğrafi ırktan komşu coğrafi ırka doğru göçün sıklıkla orantılı seçilimle karşılandığını göstermişlerdir: yerli desenden farklı desenli göç eden kelebeklere karşı seçilim olur çünkü avcılar yeni desenden kaçınmayı öğrenmemiştir. Mallet Peru'daki iki coğrafi ırkı ayıran bir temas bölgesinin iki tarafında farklı bir ırktan *H. erato*, ve kontrol olarak aynı ırkın farklı bir toplumundan kelebekler saldı. Kelebekler tanınabilmeleri için işaretlenmiş ve defalarca yakalanmışlardır. Salındıkları toplumla aynı renklemeye sahip kontrol kelebeklerine göre, çok daha az ayrı yurtlu renk örüntüsüne sahip kelebek yakalanmıştır. Kuşlardan kaçmış kelebeklerin kanatlarındaki gaga izlerine dayanarak araştırmacılar eksik kelebeklerin kuşlar tarafından avlandığına ve "yanlış" renk örüntüsüne karşı seçilim katsayısının 0.52 olduğuna karar verdi. Renk deseninin üç etkin lokus tarafından kontrol edildiği dikkate alınırsa, her lokus için $s = 0.17$ olur, bu oldukça güçlü bir seçilim demektir.

Heterozigot yetersizliği

Eğer bir toplumdaki ayrı alellilerin uyum başarısı, her iki aynı alelliden de daha düşükse, söz konusu lokusta **heterozigot yetersizliği** var demektir. Bir toplum başlangıçta monomorfik ise (bütün bireyler A_1A_1) topluma düşük sıklıkta A_2 aleli, mutasyon ya da gen akışıyla, girdiği zaman A_2 alelinin neredeyse sadece heterozigotlarca (A_1A_2) taşınacaktır. A_1A_2 bireylerinin, uyum başarısı A_1A_1 bireylerinkinden daha düşük olduğu için, seçilim onlara karşı işleyecek, q gittikçe düşecek ve sıfıra yaklaşacaktır. Aynı şekilde başlangıçta bütün bireyleri A_2A_2 olan bir topluma, A_1 aleli girerse, A_1 aleli elenecektir. Bu nedenle hem A_1A_1 hem de A_2A_2 için monomorfizm kararlı bir dengedir ve başlangıçta sıklığı yüksek olan alel seçilimle sabitlenir.



Heliconius melpomene *Heliconius erato*

Şekil 12.19 Coğrafi değişkenlik ve Müller öykünmeci korunmasının çarpıcı bir örneği. Sağdaki kelebekler Orta ve Güney Amerika'da bulunan *Heliconius erato*'nun corafi ırklarıdırr. Soldaki kelebekler aynı bölgelerde yaşayan ama uzak akraba *Heliconius melmomene*'nin ırklarıdır. İki türün kötü tatları avcılarca yenilmemelerini sağlar. *H. erato*'nun coğrafi ırkları karşılaştıkları yerlerde çiftleşip yavru verebilir, ancak bu melez bölgeleri çok dardır. Aynı durum *H. melpomene* için de geçerlidir. (Cornell Üniversitesi Böcek Kolleksiyonu'ndan Andrew Brower'ın izniyle)

Kromozom ters dönmesi (inversiyon) ya da yer değiştirmesi (translokasyon) gibi durumlarda bu modele rastlanır, çünkü bu gibi kromozom düzenlemeleri taşıyan heterozigot bireylerin üretkenliği, mayozda kromozomlarının düzensiz ayrışmalarının bir sonucu olarak azalabilir (bkz. Şekil 8.21 ve 8.22).

Her iki aynı alellinin uyum başarısı eşit değil fakat heterozigot bireyinkinden yüksek ise, uyum başarısı düşük homozigotun sabitlendiği toplumun uyum başarısı uyum başarısı yüksek homozigotun sabitlendiği topluma göre daha düşük olur, ancak *seçilim bir toplumun düşük uyum başarısını yükseltmez*. Dolayısıyla, *doğal seçilim bir toplumu her durumda, mümkün olan en uyumlu genetik yapıya kavuşturan bir mekanizma değildir*.

Uyumsal topografi

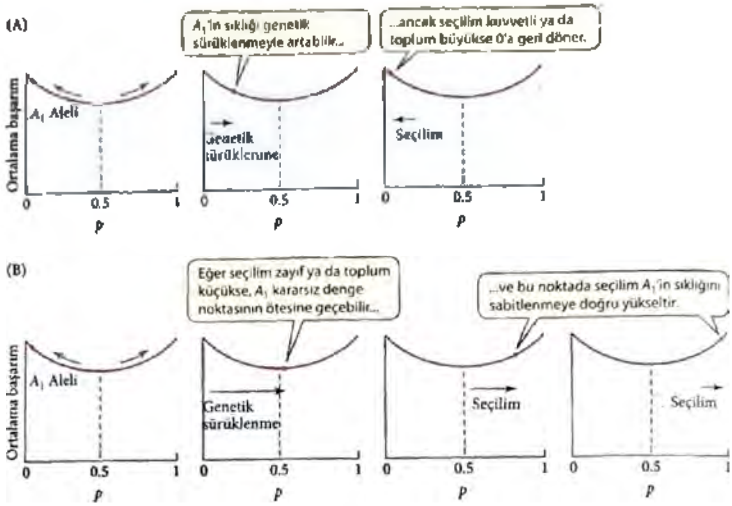
Daha önce, alel sıklığı belirli bir değerde (p) olan bir toplumda, bireylerin ortalama uyum başarısının ($\bar{w}$) hesaplanabildiğini ve p'nin bir fonksiyonu (Şekil 12.7A, B) olduğunu göstermiştik. Uyum başarıları sabit olduğunda, doğal seçilim alel sıklığını, toplumun ortalama uyum başarısını ($\bar{w}$) arttıracak şekilde, değiştirir ve toplum eğri üzerinde yukarıya kayar. Toplumun eğrideki yeri, alel sıklığının seçilim yoluyla nasıl değişeceğini belirler: $\bar{w}$'nin hangi yönde arttığına bakmak yeterlidir. Heterozigot yetersizliği sergileyen bir lokus için, eğri orta noktalarda en düşük değere iner ve sonra da, $p = 0$ ve $p = 1$ noktalarına doğru yükselmeye başlar (bkz. Şekil 12.7D). Böylece, eğer toplumun eğrideki yeri $\bar{w}$'nin en düşük değerinin sağında ise doğal seçilim p değerinin artmasına; solunda ise azalmasına yol açacaktır.

Şekil 12.7'de görülen eğriler, çoğu kez UYUMSAL TOPOGRAFİ olarak adlandırılır. Şekil 12.7D'deki eğri, bir **uyumsal vadi** ile ayrılmış iki ayrı **uyumsal zirveyi** göstermektedir. Bölüm 16'da daha ayrıntılı incelenecek olan ve Sewall Wright tarafından ortaya konulan bu kavram, evrimsel biyolojide sıklıkla kullanılır. Eğri (uyumsal topografi) üzerindeki her nokta (bu durumda), sıklıkları sırasıyla p^2, $2pq$ ve q^2 olan üç genotipten oluşan, hipotetik bir toplumdaki bireylerin *ortalama* uyum başarısını temsil eder. p'nin olası her değeri—olası her hipotetik toplum—X ekseni üzerinde farklı bir değere ve bunun sonucunda topografi üzerinde farklı bir noktaya denk gelir. Şekil 12.7D'de olduğu gibi $\bar{w}$ ve p arasındaki ilişkide iki veya daha fazla zirve varsa, genetik bakımdan iki farklı toplum (yani, bu örnekte $p = 0$ ve $p = 1$ olan toplumlar), *aynı çevre koşulları altında* aynı ortalama uyum başarısına ($\bar{w}$) sahip olabilir. Genotiplerin göreli uyum başarılarının farklı olmasına yol açan farklı çevre koşulları, herhangi bir yerbetim üzerinde farklı noktalarla gösterilemez, farklı *topografilerle*, $\bar{w}$ ve p arasında farklı ilişkilerle, temsil edilir.

Seçilim ve genetik sürüklenme arasındaki etkileşimler

Seçilim kuramını geliştirirken şimdiye kadar, toplumun çok büyük olduğunu varsaydık. Oysa, *sınırlı sayıda bireyden oluşan toplumlarda, alel sıklıkları aynı anda hem seçilim hem de şansa bağlıdır*. Havada uçan bir toz parçasının yönü, hem yerçekimi etkisiyle hem de yolu üzerinde çarpıştığı başka moleküllerin etkisiyle belirlendiği gibi (Brown hareketi), toplumdaki alel sıklığı da hem seçilim gücü (s), hem de etkin toplum büyüklüğü (N_e) tarafından belirlenir. Genetik sürüklenmenin etkisi eğer bir lokustaki seçilimin gücü nüfusa göre çok kuvvetliyse, yani $s > 1/(4N_e)$ ise göz ardı edilebilir. Bunun tersi olması durumunda ise seçilim çok zayıftır ve alel sıklıkları daha çok genetik sürüklenme yoluyla belirlenir: *aleller nerdeyse yansızlardır*.

Toplum büyüklüğünün seçilimin etkinliği üzerinde belirleyici olması birtakım önemli evrimsel sonuçlara yol açar. Birincisi, bir toplum genotiplerin uyum başarısına bakılarak öngörülen denge haline hiçbir zaman ulaşmayabilir; onun yerine, genetik sürüklenme etkisiyle, denge sıklığına yakın değerlerde dolaşıp durur. İkincisi, hafif derecede yararlı mutasyonlar, küçük toplumlarda genetik sürüklenme nedeniyle yok olabilecekleri için seçilim yoluyla sabitlenme olasılıkları çok azdır. Öte yandan, zararlı mutasyonlar, küçük toplumlarda, özellikle seçilim zayıf ise, genetik sürüklenme yoluyla sabitlenebilirler. Üçüncüsü, toplum darboğazları; genetik sürüklenmenin - zararlı alellerin sıklığının artmasını sağlayacak şekilde, seçilime karşı koyabildiği geçici koşullar oluşturabilir. Örneğin, hafif derecede zararlı



Şekil 12.20 Genetik sürüklenme ve doğal seçilimin birlikte çalışması sonucu doruk değişimi. Heterozigotun uyum başarısını düşüren iki alel ya da kromozom düzeni için, A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2'nin uyum başarıları sırasıyla 1, 1-s, 1'dir. Eğri her olası p değeri, A_1'in sıklığı, için ortalama uyum başarısını gösterir ve iki doruklu (p=1 ve p=0) bir uyumsal topografi kabul edilebilir. p = 0.5'te, kesikli çizgiyle gösterilen, kararsız bir denge vardır. Belirli bir zamandaki p'nin değeri renkli bir noktayla gösterilmiştir. (A) A_1'in sıklığı, başta sıfıra yakınken genetik sürüklenmeyle artabilir, ancak eğer toplum büyükse sıfıra geri döner. (B) Eğer toplum küçükse, p genetik sürüklenmeyle kararsız denge sıklığından daha yüksek değerlere ulaşabilir. Eğer bu olursa A_1'in sıklığı seçilimle sabitlenmeye doğru artacaktır.

mutasyonlar, toplumlar arasında moleküler düzeyde farklılaşmaya katkı yaparak, sabitlenebilir.

Genetik sürüklenmenin seçilimden daha etkili olabileceği ilkesi, ayrı alellilerin uyum başarısının homozigotlara göre daha düşük olduğu ve uyumsal topografide iki doruk oluştuğu zaman daha çok önem kazanır (bkz. Şekil 12.7D). Seçilim kendi başına, bir toplumu zirvenin birinden aşağı doğru indirip, vadiden geçirerek daha yüksek olsa bile ikinci zirveye çıkaramaz: toplum, sonradan daha yüksek bir uyum başarısına erişmek için, uyum başarısını düşüremez (Şekil 12.20A). Ancak toplumun küçüldüğü durumlarda alel sıklıkları genetik sürüklenme nedeniyle dalgalanarak uyumsal vadiyi aşabilir, bu aşamadan sonra seçilim toplumu doruğa doğru "yokuş yukarı" taşır (Şekil 12.20B). Bu şekilde **doruk değiştirme** ihtimali (Barton ve Charlesworth 1984) toplum büyüklüğüne ve ilk doruk ile vadi arasındaki yüksekliğe (ortalama uyum başarısı) bağlıdır.

Görüldüğü gibi, çoklu kalıcı dengeler söz konusu olduğu zaman, *seçilimin tek başına yapamadığını*, toplumu bir uyumsal doruktan bir başkasına taşıyarak, *genetik sürüklenme ve seçilim birlikte başarmaktadır*. Bu kuram, toplumların, parça değişimleri (translokasyon) ve sentromeri içeren ters dönmeler gibi uyum başarısı düşük kromozom düzenlemeleri bakımından farklılıklar göstermesini açıklar. Bazı kromozom düzenlemeleri, heterozigotların her iki homozigota göre daha düşük üretkenliğe sahip olmaları nedeniyle heterozigot yetersizliği modeline uyar (bkz. Bölüm 8). Örneğin, Avustralya çekirgelerinin (*Vandiemenella viatica*) bazı yerel toplumları farklı kromozom birleşmeleri (fusion) ve ters dönmeler bakımından monomorfiktir. Bu kromozomlar için heterozigot olan bireyler pek çok kromozom takım bozukluğuna sahip eşey hücresi üretirler. Böyle bir kromozom, gen akışıyla, farklı bir düzenleme için monomorfik bir topluma girdiği zaman doğal seçilime uğrayacak ve sıklığı azalacaktır, yani iki farklı "kromozom ırkı" aynı yurtlu olmayacak onun yerine 200-300 metre genişliğindeki "gerilim bölgelerinde" karşılaşacaklardır (White 1978). Bu çekirgeler uçamadıkları ve genelde yerleşik oldukları için yerel toplumları küçüktür, bunun sonucunda toplumlarda genetik sürüklenme ara sıra, yeni kromozom düzenlerinin sabitlendiği, zirve değişimi gerçekleştirebilmektedir.

Doğal Seçilimin Moleküler İzleri

Kuramsal beklentiler

DNA dizilimindeki çeşitliliğin moleküler evrimin yansız kuramının öne sürdüğü örüntülerin dışına çıkması doğal seçilimin etkisine kanıt sağlar. Örneğin, Bölüm

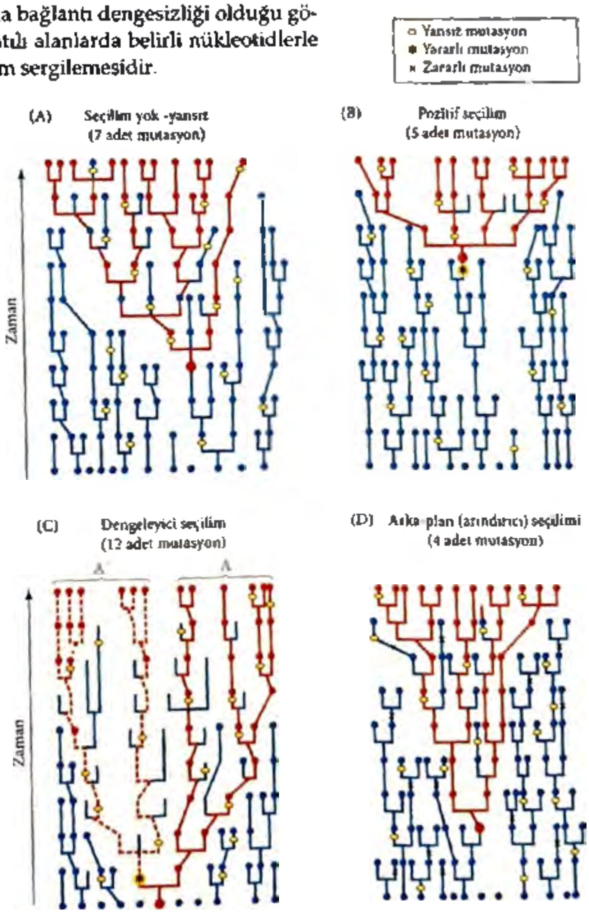
10'da gördüğümüz gibi, mutasyon ve genetik sürüklenme arasında bir dengeye ulaşıldığı zaman, çift takımlı bir toplumda, nükleotid bölgesi başına heterozigot sıklığı cinsinden, beklenen dizilim çeşitliliği miktarı aşağıdaki denklemle verilir.

$$\frac{4N_e u_0}{4N_e u_0 + 1}$$

Burada N_e etkin toplum büyüklüğü, u_0 yansız alellerde mutasyon hızıdır. Ayrıca, DNA dizisinde farklı konumlardaki nükleotidler, yeniden birleşim, birbirine çok yakın bağlantı gösteren konumlar arasında bile, eninde sonunda bağlantı dengesine yol açabileceği için, denge halindeyken birbirleriyle ilişkili olmamalıdır (bkz. Bölüm 9).

Seçilimin gen üzerinde belirli bir baz çifti üzerinde etkili olduğunu varsayın ve *bu seçilimin, seçilimden etkilenen alana yakın (bağlantı halinde olan) bölgelerdeki yansız çeşitliliğini* nasıl etkileyebileceğini düşünün. OLUMLU YÖNDE SEÇİLİM yakın bağlantılı alanlarda çeşitliliği azaltır. Toplumda yansız çeşitliliğe sahip bir gende yararlı bir mutasyon ortaya çıkarsa ve bu mutasyonun seçilim yoluyla sabitlenirse, bu genin toplumdaki bütün kopyaları, mutasyonla ortaya çıkan bu tek genden türeyecek demektir. Bu mutasyonla yakın bağlantılı yansız çeşitlilik gösteren bölgeler de, mutant gen ile birlikte sabitlenecektir. Bunun sonucunda, söz konusu gende bulunan tüm yansız çeşitlilik **seçilim temizliği** ile elenecektir ve yeni çeşitlilik ancak yararlı genin kopyaları üzerinde yeni yansız mutasyonlarla ortaya çıkabilir. Seçilim temizliği, DNA üzerinde yeniden birleşim hızının düşük olduğu bölgelerde daha etkili olur ve daha uzun bir bölgede çeşitliliğin yok olmasını sağlar. Ayrıca, söz konusu toplumu, yararlı genin yüksek sıklıkta olduğu bir zamanda (sabitlenme aşamasından önce) incelersek, pek çok yansız polimorfik yer arasında bağlantı dengesizliği olduğu görülür, bunun nedeni yararlı mutasyonun, bağlantılı alanlarda belirli nükleotidlerle birlikte hareket etmesi ve onlarla ilişkili bir durum sergilemesidir.

Seçilim temizliği gen ağaçlarında açıklıkla izlenebilir. Birbiriyle bağlantılı olmayan ve biri sadece genetik sürüklenme etkisiyle evrimleşirken (Şekil 12.21A), diğerinin seçilim temizliği



Şekil 12.21 Üç seçilim biçiminin ve yansız durumun toplumdaki nükleotid çeşitliliğine etkisini gösteren ve bir toplumda gen kopyalarının soy ağacını yansıtan şema (şekil 10.15 ile karşılaştırınız). Günümüzdeki toplum (12 gen kopyasıyla gösterilmiştir) her şemanın en üstündedir ve günümüzdeki gen kopyalarının ataları kırmızı ağaçlarla gösterilmiştir. Her şemada bazı gen soyhatları rasgele yok olmuştur (mavi çizgiler). Şemalar gende yeniden birleşim olmadığını varsayar. Oval sembollerin her biri, gen üzerinde farklı bir konumdaki seçilim açısından yansız mutasyonları gösterir. (A) Sadece yansız mutasyonlar. Günümüzdeki gen kopyaları sadece 7 mutasyon bakımından farklıdır. (B) Yıldızla gösterilen yararlı mutasyon için seçilim. Seçilim temizliğinde bu gen öbürlerinin yerine geçer, bu nedenle günümüzdeki kopyalar yararlı mutasyondan bu güne gerçekleşmiş 5 mutasyon bakımından farklıdır. (C) *A* ve *A'* alelleri için dengeleyici seçilim, *A'* soy hattı (kesik çizgilerle gösterilmiştir) yıldızla işaretlenen mutasyonla ortaya çıkmıştır. İki gen soyhattı uzun zaman varlığını sürdürmüş ve bu nedenle yansız duruma göre daha fazla mutasyon biriktirmiştir. (D) Arka plan seçilimi. x ile gösterilen zararlı mutasyonlar kimi gen kopyalarını ortadan kaldırmış ve yansız mutasyon sayısını azaltmıştır.

etkisi altında iki lokusu ele alalım (Şekil 12.21B). Yansız olarak evrimleşen genle karşılaştırıldığında, seçilimle sabitlenmiş genin kopyaları daha yakın bir ortak atadan (seçilen mutasyonun olduğu) gelmiştir; farklı yansız mutasyonların birikmesi için yeterli zaman olmamıştır ve dizileri daha çok benzer. Seçilim temizliği toplumda, çeşitliliği azaltan ve genler arası soyhattı benzerliğini arttıran, bir darboğaz etkisi yaratır, ancak gerçek bir darboğazın aksine sadece belli bir bölge etkilenir, bütün genom değil.

Dengeleyici seçilim (örn., heterozigot üstünlüğü veya sıklıkla orantılı seçilim), olumlu yönde seçilimin tersi yönde bir etki ortaya çıkarır. DNA üzerinde iki farklı polimorfik alelin toplumda korunduğunu ve bu alanın çevresinde yeniden birleşimin çok az görüldüğünü varsayın. Toplumdaki tüm genler iki atasal genden (ilk baştaki ve seçilim üstünlüğüne sahip alternatif nükleotidleri taşıyan) türemişlerdir. Bu genlerden her biri, seçilen gen konumunun yakınında yansız mutasyonlar biriktirmiş olan genlere ait bir soy hattının atası olmuştur (Şekil 12.21C). Bu nedenle, sadece yansız seçilime tabi olan bir gen ile karşılaştırılınca, dengeleyici seçilime tabi olan bir gen, seçilme üstünlüğü gösteren alanın yakın çevresinde gittikçe artan bir çeşitlilik gösterir (Strobeck 1983). Dengeleyici seçilimde, genlerin ortak atası daha uzun bir geçmişe sahiptir; bu uzun sürede daha çok mutasyon birikimi olur ve seçilim ortak atadan gelen hatları daha uzun süre korur. Öyle ki, polimorfizm seçilim yoluyla oldukça uzun süre korunmuş olabilir ve bu arada türleşme bile gerçekleşmiş olabilir. Bu yolla iki (ya da daha fazla) canlı türü ortaya çıktığını varsayarsak, bu iki farklı türdeki gen kopyaları, DNA dizisi (gen ağacı) bakımından, farklı türler olmalarına rağmen – aynı türün diğer genlerine göre- birbirine daha çok benzerlik gösterir.

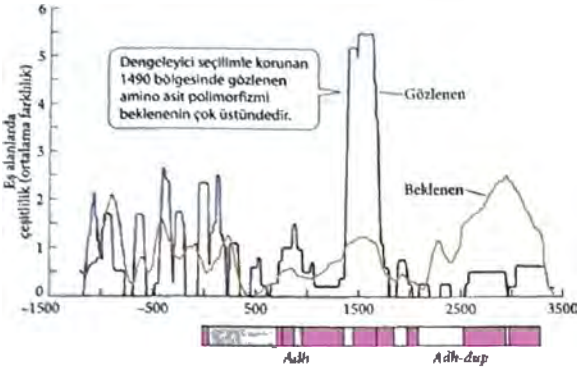
Zararlı genlere karşı işleyen arındırıcı seçilim, birbirlerine yakın bağlantı gösteren alanlarda yansız polimorfizmi azaltır. Bu olaya **arka plan seçilimi** adını veren, Charlesworth vd (1993) ve Charlesworth (1994a) zararlı bir mutasyon toplumdan ayıklandığı zaman, buna yakından bağlı olan yansız mutasyonlar da ayıklandığını ortaya koyarlar (Şekil 12.21D). Bunun sonucunda, DNA'nın bu bölgesi için geçerli toplum büyüklüğü, zararlı mutasyona uğramayan eşey hücresi oranıyla sınırlı olacak şekilde, azalmış olur. Eğer toplumda zararlı mutasyon oranı daha yüksek, zararlı mutasyonun olumsuz etkisi daha şiddetli ve yeniden birleşim oranı çok düşük ise o zaman yansız mutasyonlarla sağlanan ayrı alellilik düzeyinde azalma oranı daha yüksek olacaktır.

Örnekler

Charles Aquadro vd (1994), *Drosophila melanogaster*'de farklı yeniden birleşim oranı gösteren genler üzerinde dizi çeşitliliğini araştırmışlardır. Çalıştıkları 19 lokus üzerinde yeniden birleşim oranı ile dizi çeşitliliği (rasgele alınan gen kopyası çiftleri arasında farklı olan baz çifti oranı, bkz. Bölüm 10) arasında güçlü bir pozitif ilişki bulmuşlardır. Başka bir deyişle, en küçük dizi çeşitliliği en az yeniden birleşim oranı gösteren genom kısımlarında görülmüştür. Başka araştırmacılar benzer sonuçlara varırken, bir yandan da bu tip çeşitliliklerin sıklığının çok düşük olduğunu göstermişlerdir. Kuramsal analizlere göre bu model, zararlı mutasyonlara karşı olan arkaplan seçiliminden çok, yararlı mutasyonların lehine işleyen pozitif seçilime (seçilim temizliği olayına) daha uygun düşmektedir (Aldalfatto ve Przeworski 2001)

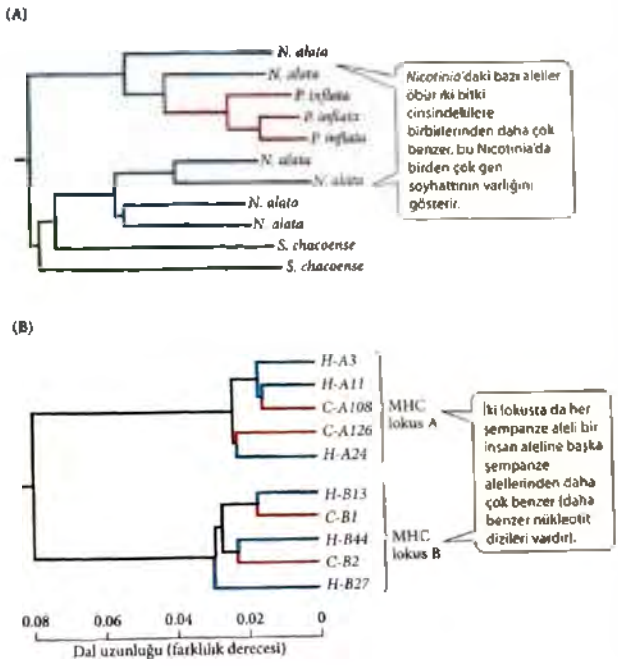
Dereceli coğrafi çeşitlilik örüntüleri (Şekil 9.255) *Drosophila melangoster*'in alkol dehidrogenaz enziminin, 1490 konumunda bir mutasyonla ortaya çıkan (Şekil 9.14), "hızlı" ve "yavaş" allozimlerinden oluşsan çok biçimliliğinin bir çeşit dengeleyici seçilimle korunduğunu gösterir. 1490 konumuna yakından bağlı olan alanlarda eş anlamlı çeşitlilik, *Adh* geninin diğer bölgelerine göre daha yüksektir. Bu, dengeleyici seçilim hipotezini desteklemektedir (Şekil 12.22).

Gen soy ağacı çalışmaları da, dengeleyici seçilim için kanıt sağlamıştır. Daha önce gördüğümüz gibi, bitkilerde kendi-kendini-döllemeyi engelleyen aleller söz konusu olunca, sıklığa bağlı seçilim bu alellerin çeşitliliği korumaktadır. Solanaceae (patatesgiller) ailesinde evrimsel olarak yaklaşık 30 milyon yıl önce birbirlerinden ayrılmış iki cinsi (örn., *Petunia* (petuntya) ve *Nicotiana* (tütün)) ele alalım. Bu iki grubu gen ağaçları incelenirse, birçok alel aynı türün başka alellerine göre



Şekil 12.22 *Drosophila melanogaster*'de *Adh* bölgesi nükleotit çeşitliliğinin bir grafiği. Bu bölge *Adh* lokusunu ve *Adh-dup* genini içerir; grafiğin altındaki kutular bu genlerin ekzonlarınıtemsil eder. x ekseninin deki rakamlar nükleotit konumlarını gösterir. *Adh* gen kümesi 0 noktasında başlar. *Adh* geninin üst bölgesinde (5′ ucu) çevrilmemiş bir bölge vardır. Şekildeki "beklenen" çeşitlilik, yansız modele ve her bölgede *D. melanogaster* ile ona yakın bir tür arasındaki farklılığa dayanmaktadır. Nitekim 1940 konumuna yakından bağlı bölgelerde eş anlamlı çeşitlilik, *Adh* geninin diğer bölgelerine göre daha yüksektir. Bu, çeşitliliğin dengeleyici seçilim tarafından korunduğu hipotezini destekler (Kreitman ve Hudson 1991'den).

birbirine daha çok benzediği görülür (Şekil 12.23A). Bu çeşitlilik, adı geçen ailenin başka cinslerinde de, uzun yıllardan beri dengeleyici seçilimle korunmuş olarak sürüp gitmektedir. İnsan ve şempanzelerde bulunan bazı önemli ana doku uyuşum genleri (MHC –major histocompatibility) üzerinde yapılan gen ağacı çalışmaları bitkilerde görülen duruma benzeyen özellikler sergilemiştir. MHC alellerinde gen ağacının kökeni, bu iki grubun (insan ve şempanze) evrimsel olarak ayrılmasından önceye uzanır (Şekil 12.23B). Bu genler tarafından şifrelenen proteinler, bağışıklık sisteminin ilk ve önemli adımı olarak, yabancı peptidleri (antijenleri) bağlar. Farklı MHC proteinleri farklı antijenlere karşı değişik davranışlar gösterdikleri için, heterozigot bireyler daha geniş bir etki-tepki alanına sahiptir ve bu nedenle de homozigotlara göre daha yüksek bir uyum başarısına sahip olurlar (Nei ve Hughes 1991).



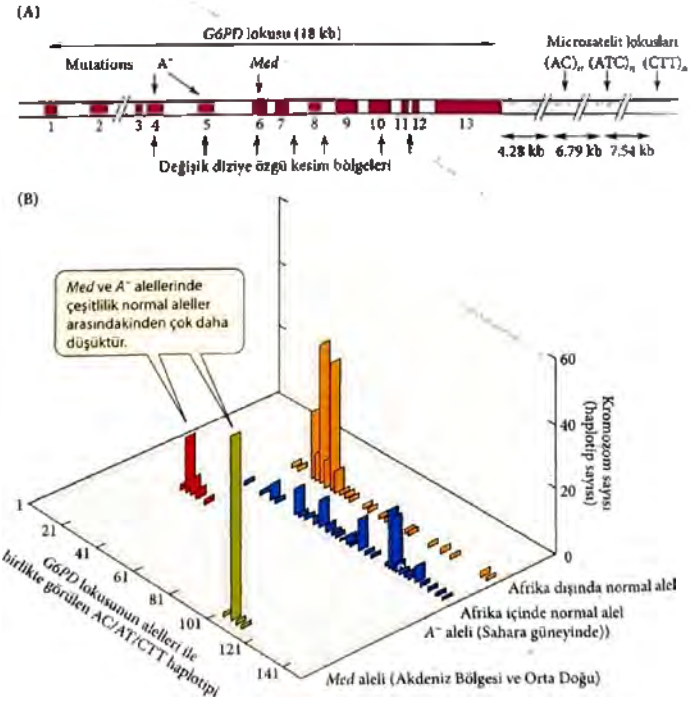
Şekil 12.23 Uzun süreli dengeleyici seçilim bir polimorfizmin ortak atalarından iki ya da daha fazla türe aktarılmasını sağlayabilir. Böylece her türün belli haplotipleri başka türlerinkine çok yakın olabilir. Şekildeki, her türün farklı renklerde gösterildiği, filogenetik ağaçlar iki ya da daha fazla türdeki haplotipler arasındaki ilişkileri göstemektedır. (A) Solanaceae (patatesgiller) ailesinde kendini döllemeyi engelleyen lokusun alleleri. *Nicotiana alata*'nın altı aleli, aynı ailedeki üç ayrı cinsin (*Nicotiana*, *Petunia*, ve *Solanum*) ortak atasından daha eskidir. (B) İnsan ve şempanzelerde ana doku uyuşmazlığı (MHC) genlerindeki alellerin filogenetik ilişkileri. MHC genlerinin her iki türde bulunan ve monofiletik kümelenme gösteren iki lokusun (A ve B), insanlarda 6 şempanzelerde 4 aleli vardır. Bu durum, bu iki lokusun, insan ve sempanzelerin türleşmesinden önce, gen ikilenmesi sonucu ortaya çıktığını gösterir. İki lokusta da, şempanze alelleri birbirlerinden çok insan allelerine benzer (yani daha benzer nükleotit dizileri içerir). Bu ortak atalarda her lokusta bulunan çeşitliliğin, iki oğul türe de kuşaklar boyuca korunarak taşındığını gösterir. bu polimorfizmler en az 5 milyon yaşındadır. (Şekil A, Ioerger vd. 1990; Şekil B, Nei ve Hughes 1991'den).

İnsanda X kromozomunda bulunan *G6PD* (Glikoz-6-fosfat dehidrogenaz) lokusu, güçlü seçilime ve yakın geçmişte alel sıklıklarında hızlı değişikliklerin gerçekleştiğine dair kanıt sunar. *G6PD* lokusunda bulunan pek çok mutasyon sıtma riskini azaltır, ancak bu üstünlük mutant bireylerde *G6PD* enzimi eksikliği ve bu nedenle ortaya çıkan bazı patolojik etkilerle dengelenir. Bazı toplumlarda sıklıkları %20'yi bulabilen, en yaygın mutasyonlardan ikisi, Sahara altı Afrika'sında bulunan A^- aleli ve Akdeniz kıyılarından Hindistan'a dağılım gösteren Med alelidir. Bu aleller normal (*B*) alelden sırasıyla bir ve iki amino asit değiştiren mutasyonla farklıdırlar.

Sara Tishkoff vd. (2001) *G6PD* lokusu içindeki bazı diziye özgü kesim bölgelerinde* ve bu lokusa yakından bağlı bulunan üç mikrosatelit lokusu üzerinde çeşitlilik araştırmaları yapmışlardır (Şekil 12.24A). Şempanzelerin dış grup olarak kullanıldığı gen ağacı analizleri sonucunda, *B* alelinin A^- ve *Med* alellerinin atası olduğunu göstermiştir. Hem A^- alelinin hem de *Med* alelinin kopyalarının kendi aralarındaki dizi çeşitliliği, *B* alelinin kopyalarının kendi aralarındaki dizi çeşitliliğinden çok daha azdır. Ayrıca, üç microsatelit lokusundaki değişik dizilerin sadece pek azı A^- ve *Med* alellerinde bulunmaktadır (yani, güçlü bir bağlantı dengesizliği vardır). Gerçekten de, Afrika'nın tamamından alınan toplum örneklerinde A^- dizilerinin ve çok geniş bir coğrafi bölgeden alınan toplum örneklerinde *Med* dizilerinin hemen hepsinin birbirinin aynı bulunmuştur (Şekil 12.24B).

A^- ve *Med* alellerinin dizilerinde çok az çeşitlilik ve çok bağlantı dengesizliği bulunması A^- ve *Med* mutasyonlarının, hızla ve nispeten yakın zamanda doğal seçilimle çoğaldığını destekler. Eğer alel sıklığındaki artışlar uzun zaman önce gerçekleşmiş olsaydı, yeni mikrosatelit mutasyonları çeşitliliği yenilemiş olurdu; dahası yeniden birleşme yararlı G6PD mutasyonu ile mikrosatelit çeşitleri arasındaki

* Kesim bölgesi birkaç baz çiftinden oluşan bir dizinin, bir dizeye özgü kesim enzimi tarafından kesildiği bölgedir. Dizideki polimorfizm enzimin kesip kesmediğine göre belirlenir.



Şekil 12.24 İnsanda *G6PD* lokusu ve yakın çevresindeki çeşitlilik. (A) *G6PD* lokusunun yapısı ve, farklı sayılarda AC, AT ve CTT tekrarı gösteren, üç mikrosatelit lokusuna göre konumu. *G6PD* lokusundaki 13 ekzon kırmızı kutucuklarla gösterilmiştir. A^- aleli ekzon 4 ve 5'te amino asit değişikliğine yol açan mutasyonlara sahiptir. Benzer bir mutasyon *Med* lokusunda ekzon 6'da görülür. (B) *G6PD* lokusunun değişik haplotiplerinin sıklıkları (mutlak değer olarak). Sütun yüksekliği, 149 haplotipten herhangi birinin sayısını gösterir. (Tishkoff vd. 2001'den).

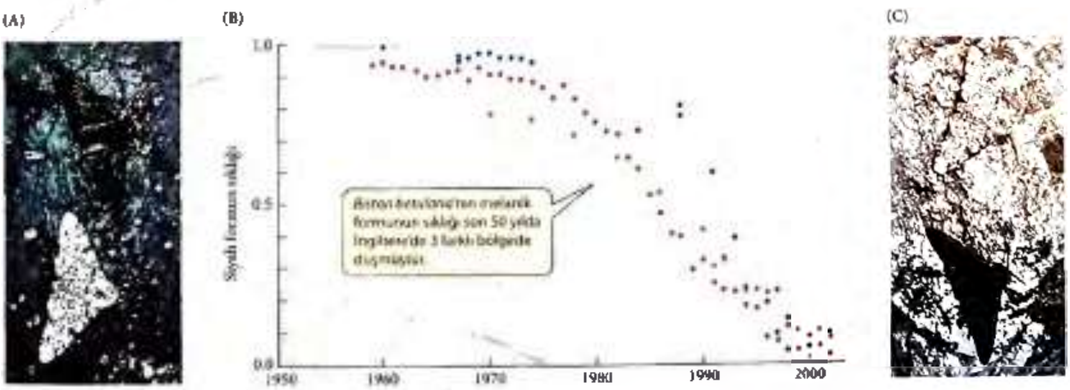
güçlü birlikteliği koparmış olacaktı. Tishkoff vd. çeşitli sürelerini dikkate alarak bilgisayar benzetimleri yaptıklarında, içinde seçilimin olmadığı sadece genetik sürüklenmenin olduğu durumlarda mikrosatelit çeşitliliğinin gözlenenden çok daha yüksek olduğunu, bağlantı dengesizliğinin ise daha düşük olduğunu bulmuşlardır. *A*⁻ aleli kopyalarında gözlenen çeşitliliği en iyi açıklayan benzetim modeli, bu alelin 0.044 oranında seçilim üstünlüğüne sahip olduğunu ve son 6357 yıl (3840 ile 11760 yıl aralığında) içinde hızla arttığını varsayar. Aynı şekilde, *Med* alelinin 0.034 oranında seçilim üstünlüğüne sahip olduğu ve sıklığının son 3330 yıl (1600 ile 6640 yıl aralığında) içinde arttığı düşünülmektedir. Dahası, eş anlamlı nükleotit çeşitliliğinin de sıtma hastalığına yol açan protozoonlarda (*Plasmodium falciparum*) çok düşük düzeylerde gözlenmesi, bu canlının toplumunda son 10,000 yıl içinde arttığını göstermektedir (Volkman vd. 2001; Joy vd. 2003). Hem insan türünden hem de *Plasmodium* toplumlarından elde edilen, arkeolojik ve tarihi verilerle de uyum içinde olan, genetik verilere göre sıtma sadece son 10,000 yıldır insan ölüm oranının önemli bir bileşenidir. Bunun başlıca nedeni, kesip ve yakmaya dayalı tarım etkinliklerin son 10,000 yıl içinde yayılarak *Plasmodium* taşıyan anofel sivrisineklerinin gelişip çoğaldığı alanların artmasına neden olması olabilir.

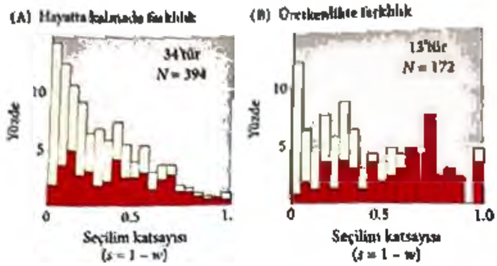
Doğal Seçilimin Gücü

Evrimsel biyologların çoğu 1930'lu yıllardan önce, Darwin gibi, doğal seçilimin etkisinin çok zayıf olduğunu düşünüyorlardı. Ancak 1930'larda kuvvetli seçilimin örnekleri ortaya çıktı. İlk örneklerden birisi ve *Biston betularia* güvesinde gözlenen endüstri melanizmiydi. İngiltere'de endüstri devriminin başlamasıyla birlikte, baskın aleli taşıyan siyaah renkli bireylerin sayısı hızla artmaya başladı. Müze koleksiyonları, on dokuzuncu yüzyılın ortalarından başlayarak, ülkenin bazı bölgelerinde "tipik" açık-gri renkli bireylerin sayısının azaldığını, siyah formların oranının ise % 1'den başlayıp % 90'a kadar çıktığını göstermektedir. Değişim hızının bu kadar yüksek olması, siyah formların önemli ölçüde seçilim üstünlüğüne sahip olduğunu göstermektedir (Haldane 1932). Bu konuda birbirinden bağımsız olarak yapılan birçok araştırma kuşların, hava kirliliğinden dolayı ağaç gövdelerinde liken bulunmayan bölgelerde, gri bireylere siyah bireylere göre daha fazla saldırdığını gösteren kanıtlar sunmuşlardır (Şekil 12.25A); ancak, alel sıklıklarını etkileyen başka etkenlerin de olduğu anlaşılmıştır (Majerus 1998).

Hava kirliliği kontrol altına alındıkça, şartlar tipik gri fenotipi destekleyecek şekilde geri dönmüştür ve İngiltere, Avrupa ve ABD'de siyah biçimin sıklığını azalmaya başlamıştır (Şekil 12.25B; Grant ve Wiseman 2002; Cook 2003). Lawrence Cook, eldeki verileri kullanarak siyah forma karşı seçilim katsayısının, İngiltere'nin değişik yerlerinde 0.05 ile 0.20 arasında değiştiğini bulmuştur (bkz. Kutu 12A).

Şekil 12.25 *Biston betularia* güvesinin siyah bir ağaç gövdesinde soluk "tipik" ve koyu melanik formları. İngiliz biyolog H. B. D. Kettlewell bu gibi yeni öldürülmüş güveleri açık ve koyu renkli ağaç gövdelerine iğneledi ve her durumda kuşların daha çok göze batan formu avladıklarını gördü. (B) Melanik formun, farklı sembollerle gösterilen, sıklığının üç İngiltere'deki üç bölgede düşüşü. (C) Hava kirliliğinin olmadığı bölgelerde büyüyen likenlerle kaplı bir ağaç üzerinde görülen güvenin tipik ve melanik formları. (A, C, © photolibrary com; B Cook 2003'den)





Şekil 12.26 Türlerin doğal toplumlarında genetik bakımdan polimorfik ve net ayırt edilebilen özelliklerin seçilim katsayıları (*s*) hakkında bir derleme. Şekildeki her çubuğun yüksekliği, ilgili *s* değerine sahip özelliklerin yüzdesini verir. N, toplam özellik sayısıdır ve her türde birden fazla özellik ele alınmış olabilir. Her çubuğun altındaki kırmızı bölüm, ilgili yüzde içinde istatiksel olarak sıfırdan farklı olanların oranıdır. (A) Hayatta kalma farklılığından ortaya çıkan seçilim. (B) Doğurganlık farklılığından ortaya çıkan seçilim. (Endler 1986'dan)

Doğal toplumlarda kestirilen seçilim katsayısı (*s*), 0'dan başlayıp 1.0 kadar çıkmaktadır (Şekil 12.26). Şekil 12.26'da, sıfıra yakın *s* değerleri, olması gerekenden daha az temsil edilmiş olabilir, çünkü birçok araştırmacı, 0'a yakın *s* değerlerini araştırma sonuçlarında belirtmemiş olabilirler. Bu verilere bakılınca, doğal toplumlarda *s* değerinin oldukça yüksek olduğu görülmektedir. Hem hayatta kalma aşamasında hem de üreme sürecinde etkin olan bir seçilim söz konusu olursa, böyle bir seçilimin gerçekten çok daha güçlü bir etken olduğu görülür. Sonuç olarak, evrim için seçilim, Darwin'in öngörmüş olduğundan daha etkin bir evrimsel güç olarak yerini almaktadır.

Özet

1. Doğal seçilimin çeşitli genetik etkileri, tek lokus için bile , "en uyumlu olanının yaşaması" gibi basit bir slogan ile açıklanamaz. Seçilim, en uyumlu olan genotipin sabitlenmesini sağlayabilir; ama kalıcı ve dengeli bir çeşitlilik sayesinde, bazı uyumsuz genotiplerin toplumda devam etmesini de sağlar.
2. Bir genotipin, ana bileşenleri hayatta kalma, dişi ve erkeğin eşleşme başarısı ve üretkenlik olan, mutlak uyum başarısı o genotipin artış hızıyla ölçülür. Eşey yoluyla üreyen türlerde, eşey hücreleri arasındaki farklılıklar alellerin farklı şekilde seçilimine yol açabilir.
3. Alel ve genotiplerin sıklığındaki değişim hızı, bunların göreli uyum başarıları arasındaki farklılıklara göre belirlenir ve genotip sıklıklarına ve ilgili lokustaki baskınlık derecesine de bağlıdır.
4. Doğal seçilim yoluyla uyumsal evrimin büyük bir bölümü, daha önce toplumda yaygın olan genotiplerin yerini üstün homozigotların almasıyla ortaya çıkar (yönlü seçilim). Bununla birlikte bir lokustaki genetik çeşitlilik, seçilim ile yinelenen-mutasyon, ve yine seçilim ile gen akışı arasında ulaşılan denge ve dengeleyici seçilimin değişik biçimleri sayesinde, çoğu kez kalıcı denge halinde devam eder.
5. Çeşitliliğin korunmasını sağlayan dengeleyici seçilim tipleri heterozigot üstünlüğü, sıklıkla ters orantılı seçilim ve yaşama ortamındaki çeşitlilikten kaynaklanan seçilimlerdir.
6. Bir toplumun seçilim yoluyla ulaşacağı denge, çoğu kez, söz konusu toplumun başlangıçtaki genetik yapısına bağlıdır: aynı çevre koşulları altında bile çoklu sonuçlara ulaşmak mümkündür. Genotiplerin uyum başarıları toplumdaki sıklıklarına bağlı olduğunda, ya da aynı alellilerin her ikisinin de ayrı alelli bireylerden daha yüksek uyum başarısına sahip olması durumunda çoklu sonuçlar daha sık görülür.
7. Genotiplerin uyum başarıları farklı olduğunda evrimin sonucunu, toplum büyükse seçilim; toplum yeterince küçükse genetik sürüklenme belirler. Heterozigotlar her iki homozigottan düşük uyum başarısına sahip oldukları zaman, bir homozigot denge durumundan öbürüne geçilebilmesi için genetik sürüklenme gerekir.
8. DNA dizilimindeki çeşitlilik, doğal seçilime dair kanıtlar sunabilir. Sadece yansız mutasyonlar ya da genetik sürüklenme yoluyla ortaya çıkan çeşitlilikle karşılaştırıldığında, pozitif (yararlı mutasyonlar lehine) seçilim ya da arındırıcı (zararlı mutasyonlar aleyhine) seçilim gerçekleştiği zaman birbirine bağlantılı DNA alanlarındaki yansız çeşitlilik miktarı daha düşüktür. Dengeleyici seçilim, bağlantılı DNA bölgeleri arasındaki çeşitlilik miktarının, yansız çeşitlilikle beklenene göre daha yüksek olmasına neden olur.
9. Çeşitlilik gösteren lokuslar üzerinde yapılan çalışmalar, doğal seçilimin değişik şiddetlerde ortaya çıktığını; ama seçilimin çoğu kez güçlü (seçilim katsayısının büyük) olduğunu ve önemli bir evrimsel güç oluşturduğunu göstermektedir.

Terimler ve Kavramlar

altbaskınlık
arka-plan seçilimi
arındırıcı seçilim
birliktelik sonucu üstbaskınlık
bölücü seçilim
çeşitlendirici seçilim
çoklu kalıcı denge
çoklu niş çeşitliliği
dengeleyici seçilim
dengeleyici seçilim
doruk değişimi
göreli uyum başarısı, göreli başarım
heterozigot üstünlüğü
karşıt yönde seçilim
mutlak uyum başarısı, mutlak başarım
ortalama uyum başarısı değeri
seçilim katsayısı
seçilim temizliği
seçilim yararı
sıklıkla ters orantılı seçilim
uyumal yerbetim, uyumsal topgrafi
uyumbaşarısı bileşenleri
uyumsal doruk/vadi
uyumun bedeli (ödenen-bedel)
üreme başarısı
üstbaskınlık
yönlü seçilim

İleri Okuma Önerileri

Endler, J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Bu kitap, doğal seçilimi belirleme ve ölçme yöntemlerini analiz etmekte; doğal toplumlarda yapılan seçilim araştırmalarını ele alıp incelemektedir.

Hartl, D. L. ve A. G. Clark. 1997. *Principles of Population Genetics*. Third Edition, Sinauer Associates, Sunderland, MA. Hedrick, P. W. 2000. *Genetics of Populations*. Jones ve Barlett, Sunbury, MA. Toplum genetiğini konu alan bu son iki kitap, seçilimin matematiksel kuramını derinliğine vermektedir.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Bir lokus ve iki aleli (biri çekinik, öteki baskın) var. Bu lokus başlangıçta Hardy-Weinberg dengesi içinde bulunuyor. Zigotlar ilk oluştuğu zaman (yani zigot evresinde) toplumdaki çekinik alel sıklığının 0.05 olduğu biliniyor. Çekinik homozigotların öldürücü olduğu düşünülürse, bir sonraki kuşak başlamadan önce bu toplumdaki alel sıklıkları ve genotip sıklıkları ne olacaktır? (Cevap: q= 0.048; p^2= 0.9071, $2pq$=0.0907; q^2=0.0023).Aynı değerler, ikinci kuşak başlamadan ne olacaktır? Eğer öldürücü alel 10^{-6} mutasyon hızıyla ortaya çıkıyorsa, seçilim-mutasyon dengesi durumunda bu alelin sıklığı ne olacaktır?
2. Varsayın ki toplumda heterozigot yetersizliği var. Yumurtadan çıkıp ergin birey evresine ulaşıncaya kadar A_1A_1 ve A_2A_2 genotiplerinin hayatta kalma oranı, A_1A_2 bireylerine göre sırasıyla % 80 ve % 95 daha yüksek. Denge durumunda A_1 aleli sıklığı (p) ne olacaktır? Denge durumunda, zigotların genotip sıklıkları ne olacaktır? Varsayın ki, toplum denge durumuna ulaştıktan sonra çevre koşullarında bir değişme oldu ve genotiplerin göreli yaşama başarıları da yeni koşullara uygun olarak değişti. Böylece A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 genotiplerinin göreli uyum başarıları, sırasıyla 1.0, 0.95 ve 0.90 oldu. Bu yeni çevrede bir kuşak geçtikten sonra A_1 alelinin sıklığı ne olacaktır? (Cevap: 0.208).
3. Varsayın ki A_1A_1, A_1A_2 ve A_2A_2 genotiplerinin, yumurtadan çıktıktan sonra ergin evreye kadar yaşama oranları, sırasıyla % 90, % 85 ve % 75 olsun. Aynı genotiplerin dişi birey başına üretkenlik değerleri de yumurta sayısı olarak, yine sırasıyla 50, 55 ve 70 olsun. Bu genotiplerin her birinin mutlak uyum başarısı (R) ve göreli uyum başarısı yaklaşık olarak nedir? Denge halinde alel sıklıkları nedir? Varsayın ki bu tür yılda iki kuşak (ilkbahar ve sonbahar dönemlerinde) yavru veriyor ve yaşama oranı bakımından genotipler arasında herhangi bir fark yok. Ancak genotiplerin ilkbahardaki doğurganlıkları sırasıyla 50, 55 ve 70 iken sonbahardaki üretkenlik değerleri 70, 65 ve 55 oluyor. Bu durumda çeşitlilik korunacak mıdır, yoksa alellerden biri sabitlenecek midir? Doğurganlıkları ilkbaharda sırasıyla 55, 65, 75, sonbaharda da 75, 65 ve 55 olsaydı, o takdirde çeşitlilik korunacak mıdır?
4. Araştırmacılar bir çok değişik türdeki (çam, midye ve diğerleri) canlılar üzerinde yaptıkları araştırmalarda çoğu kez şu sonuca ulaşmışlardır: Büyüme hızı ve hayatta kalma gibi uyum başarısı bileşenleri ile bireylerin (aynı alelli değil, ama) ayrı alelli durumda olduğu allozim lokus sayısı arasında pozitif ilişkiler bulunmaktadır (Mitton ve Grant 1984; Zouros 1987). Bu tip verilerin yorumlanmasında bir takım tartışmalar yaşanmaktadır (bkz. kaynaklar: Avise 2004). Bu verideki pozitif ilişkiyi açıklayan iki hipotez ortaya koyunuz; ve bunların nasıl ayırt edilebildiğini tartışınız.

5. Bu ve bundan önceki bölümlerde tartışılan mutasyon, genetik sürüklenme, ve doğal seçilim ile ilgili ilkeleri göz önünde bulundurarak şu soruyu yanıtlayınız: *uyumsal* evrim küçük toplumlarda mı yoksa büyük toplumlarda mı daha hızlı gerçekleşir? Niçin? Aynı soruyu, uyumsal olmayan (*yansız*) evrim için de yanıtlayınız.
6. Şu konuları tartışınız: (*a*) Doğal seçilim toplumların ya da türlerin içerdikleri birey sayısının çoğalmasına (veya azalmasına) yol açar mı? (*b*) Doğal seçilim, daha önce mevcut atasal türlerden yeni türlerin evrimleşme hızını arttırır mı (veya azaltır mı)? Böylece doğal seçilim tür sayısının artmasına yol açar mı?
7. H. B. D. Kettlewell'in güvelerle yaptığı deney, doğal seçilim açısından çok ünlüdür. Bu denemede belirli çevre koşulları altında belirli renkteki güvelerin, kuşlar tarafından seçici olarak daha çok yakalandığı ve doğal seçilimin mükemmel bir şekilde işlediği gösterilmektedir. Ancak hem yaratılışçılar (örn., Wells 2000), hem de bir bilim yorumcusu (Hooper 2002) Kettlewell'in denemesinin "düzmece" ve "aldatıcı" olduğunu iddia etmektedir. Öte yandan Grant (2002), Cook (2003) ve diğer birçok araştırmacı da bu iddiaların yanlış olduğunu göstermekte ve bu konuda yapılmış çok sayıda literatür (araştırma) sonuçlarını ortaya koymaktadır. Söz konusu iddia, doğru ya da yanlış, doğal seçilim yoluyla evrimin gerçekleştiği görüşünü zayıflatır mı? Literatürde ilgili konuları okuyarak, Kettlewell'in hipotezini destekleyici ya da çürütücü yönde bir rapor (veya makale) yazınız.

13

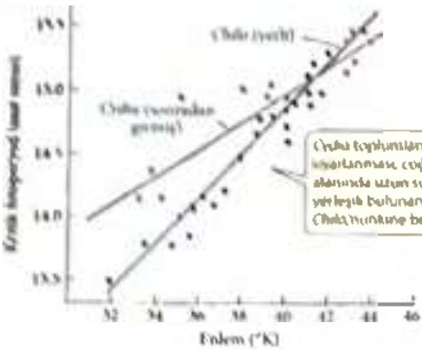
Fenotipik Özelliklerin Evrimi

İnsanın yada diğer türlerin yakından bildiğiniz özelliklerini göz önüne alırsanız, tek lokuslu bir genetik polimorfizmi olan ve bir ya da iki ayrı durum gösteren bir fenotipik özelliği pek de aklınıza getirmeyeceksinizdir. İnsan göz rengi dahi, kimi giriş niteliğindeki biyoloji ders kitapları öyle olduğunu söyleseler de, basitçe kahverengi ve mavi diye nitelenemez. Aslında, boy ya da parmak uzunluğu ya da ömür uzunluğu gibi çoğu fenotipik özellikteki değişkenlik sürekli ya da "nicel"(kantitatif) niteliktedir; değişkenlik gösterebilen türden birkaç ya da pek çok lokusun ve çevrenin yarattığı etkilerden kaynaklanır. O halde, ilk bakışta, bir önceki bölümde tanımlanan tek-lokuslu evrimleşme modellerinin fenotipik evrimin çoğuna nasıl uygulanabileceğini anlamak zordur. **Nicel (Kantitatif) genetik** denen alan nicel özellikleri irdelemek için geliştirilmiştir ve yöntemleri morfolojinin, yaşam öyküsü özelliklerinin, davranışın ve diğer fenotipik özelliklerin evrimini çalışan biyologlarca kullanılmaktadır.





Yapay seçilim. Darwin, bir türe ait özelliklerin seçilim yoluyla gözlenen değişkenlik düzeyinin çok ötesinde değişime uğratılabileceğini göstermek için, evcil base (basset hound) ile onun atası olan kurt arasındaki gibi, yapay seçilimle oluşturulmuş olan büyük değişikliklere vurgu yapmaktaydı.



Gözlenen Evrim

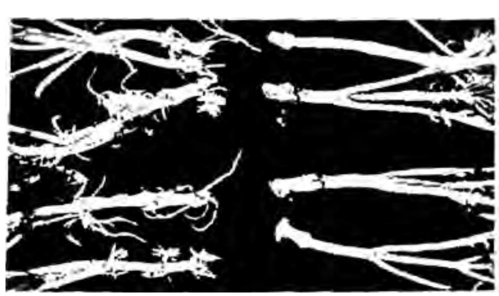
Bir önceki bölümde doğal toplumlarda gözlenmiş olan—sıçanlarda warfarin direncini etkileyenlerdeki gibi—tek bir lokustaki alel sıklıklarına ilişkin uyumsal değişimi gösteren birkaç örnekle karşılaştık. Ancak, doğal seçilimle gerçekleşen hızlı evrimleşmenin gözlenen örneklerinin çoğunda çok-genli (ya da olasılıkla çok-genli) temeli olan nicel özellikler söz konusudur. Taşıl kaydının ortaya koyduğu ortalama evrimleşme hızlarından çok çok daha yüksek biçimde gerçekleşen hızlı uyarlanmalar, bir tür yeni bir bölgeye giriş yaptığında ya da insan etkinliği o türün çevresini değiştirdiğinde sıkça görülür (Endler, 1986; Taylor vd., 1991). Aşağıdaki örnekler hızlı evrimleşmenin morfoloji, fizyoloji ve davranış açısından gerçekleştiğini göstermektedirler.

Pek çok böcekte, kışın hayatta kalmak için gerekli düşük metabolik etkinlik durumu olan diyapoza girmenin işareti, kritik bir fotoperyod (gündüz uzunluğu)dur. Kuzey toplumları, güney toplumlarındakine oranla daha uzun olan günlerde diyapoza girmek için tipik biçimde genetik olarak programlanmışlardır. Bunun nedeni, günlerin görece hâlâ uzun olduğu bir dönemde, kışın kuzey enlemlerine daha çabuk gelmesidir. Başlıca elma zararlısı olan meyve güvesi (*Cydia pomonella*) New England'da ilk kez 1750'rastlanılan bir Avrupa türüdür ve o tarihten bu yana 12 enlem derecelik bir yayılış göstermiştir. Toplumlar genetik olarak birbirinden farklılaşmışlardır ve aynı enlemsel alanı çok daha uzun bir süredir kaplamış durumdaki diğer güve türlerininkiyle aynı olan fotoperyodik uyumsal dereceli coğrafi değişim gösterirler (Şekil 13.1).

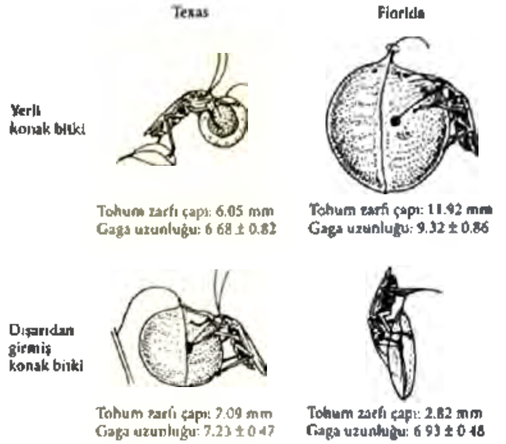
Şekil 13.1 Farklı enlemlerde yaşayan iki güve türünde, diyapoza giriş için kritik önemli olan fotoperyoda ilişkin coğrafi değişkenlik. *Chilo suppressalis* Japonya'ya özgü bir türdür. *Cydia pomonella* ise Kuzey Amerika'ya yabancı, sonradan giren ve son 250 yılda yayılan bir türdür. İki tür şu an aynı enlemsel dağılımı göstermektedir (Tauber vd. 1986'ya göre).

1950'lere dek, bir Avrupa ötücü kuşu olan karabaş ötleğen (*Sylvia atricapilla*) kışı geçirmek için yalnızca batı Akdeniz bölgesine göçmekteydi. O zamandan bu yana, her defasında daha çok Alman karabaş ötleğeni, güneybatı Akdeniz'den ziyade kuzey batıya göç ederek, İngiltere'de kışı geçirmektedir. Uçma dürtüsünü hissettiğinde, kafese kapatılmış bir kuş, eğer gökyüzünü görebiliyorsa, doğru göç yönünde kanatlarını çırpmaktadır (küçük kuşların çoğu gece göç eder ve yönünü belirlemek için yıldız örüntülerini kullanır). Peter Berthold vd. (1992), kışı İngiltere'de geçiren toplumlardan alınan karabaş ötleğen yavrularının (ki bunların kendileri hiç göç yolculuğuna çıkmamış durumdadırlar) kuzeybatıya yönlenirken, Akdenizde kışı geçiren toplumlardan alınan yavruların güneybatıya yönlendiklerini göstermek için bu davranış biçimini kullandılar. Toplumlar arasındaki bu farklık genetik temele sahiptir ve birkaç on yıl içinde evrimleşmiştir. Bu bilim adamları, davranışdaki bu değişimin seçici yararının, İngiltere'de kış ikliminde ve diğer koşullardaki iyileşmede ve bahar başında yapılan dönüşün koşullarında Akdeniz'e oranla İngiltere'de gerçekleşen iyileşmede yattığını iddia etmektedirler.

Bakır, çinko ve diğer ağır metaller bitkiler için zehirleyicidirler fakat birkaç otsu bitki ve diğer bitki türlerinde, 700 yılı aşkın bir süredir yapılandan 100 yıldan daha az süredir yapılana dek uzanan bir madencilik ile bulaşının olduğu topraklarda, metale tolerans-gösteren toplumlar evrimleşmiştir (Şekil 13.2). Kimi durumda, çinko bir çitin yakınında olduğu gibi, tolerans on yıllar içinde son derece küçük bir coğrafi ölçekte evrimleşmiştir. Tolerans türe ve topluma bağlı olarak, değişen sayıdaki genden kaynaklanmaktadır. Bir türün tolerans-gösteren ve göstermeyen genotipleri metal yokluğunda diğer türler ile rakabet içinde yetiştirildiklerinde, tolerans-gösteren bitkilerin bağıl uyumu-bir uyarlanma bedeli olduğuna işaret ederek-



Şekil 13.2 Bakır çözeltisinde yetiştirilen maymun çiçeği *Mimulus guttatus*'taki kök büyüme çeşitliliği. Solda gösterilen bitkiler en uzun kök boyuna sahiptirler ve sağdaki bitkilere göre bakıra toleransları daha yüksektir. Bu çeşitliliğin genetik bir temeli vardır ve bu ve diğer başka bitkilerin bazı toplumlarının, topraktaki yüksek bakır derişimlerine karşı hızla uyarlanmalarını sağlamıştır (Macnair 1981'den alınmıştır; yayın hakkı M. Macnair'e aittir).



Şekil 13.3 Sabuneriği (soapberry) böcekleri (*Jadere haematoloma*) ve onların Texas ve Florida'daki yerli ve dışarıdan girmiş konak bitkileri. Böcek, vücuda dik açıyla konumlanmış, kafadan uzanan iğne benzeri bir gagaya sahiptir. Her konak bitkinin ortalama tohum zarfı çapı ve ilgili *Jadera* toplumlarının ortalama gaga uzunluğu (standard sapmasıyla birlikte) gösterilmektedir. Gaga uzunluğu yeni konak bitkiye bir uyarlanma olarak hızla evrimleşmiştir (Carrol ve Boyd 1992'den alınmıştır).

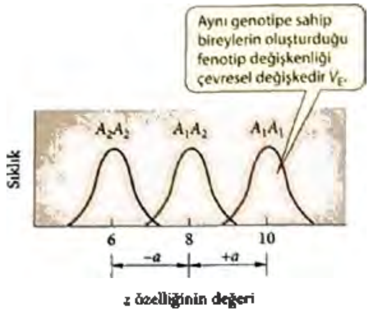
tolerans-göstermeyen genotiplerinkinden genellikle çok daha düşük olur (Antonovics vd., 1971; Mcnair, 1981).

Sabun eriği böceği (*Jadera haematoloma*) (Carroll ve Boyd 1992; Carrol vd. 1997) gibi kimi böcek türleri beslenecekleri yeni bitkilere hızlı biçimde uyarlanmışlardır. Bu böcek, ince uzun ağızı ile tohum zarfını delerek, sabun eriği ailesinden (Sapindaceae) olan bitkilerin tohumları ile beslenir (Şekil 13.3). Teksas'da bu böceğin doğal konak bitkisi küçük bir tohum zarfına sahip sabun eriği (soapberry) bitkisi iken, Florida'da doğal olarak, tohumun büyük küresel bir kabuk ile sarıldığı, balon biçimli meyveleri olan asma ile beslenir. Her iki bölgede, şu an, bazı toplumlar çoğunlukla, bölgeye görece yeni girmiş ve son 20 ila 50 yıl içinde yaygınlaşmış olan bitkilerle beslenmektedir. Teksas'da şu anki başlıca konak bitki yerli konaktan daha büyük tohum zarfına sahip olan, Asya kökenli, yuvarlak-tohum zarflı altın yağmur ağacı (*Koelreuteria paniculata*) dir. Florida'da böceklerin çoğu yine Asya kökenli olan ve yerli konağınkinden daha düz ve daha küçük tohum zarfına sahip düz-tohum zarflı yağmur ağacı ile (*Koelreuteria elegans*) beslenir. Böcekler en verimli biçimde ince uzun ağızları tohumlara ulaşacak doğru uzunlukta iseler beslenirler. Geçmişte farklı zamanlarda toplanan müze örnekleri ile yapılan ölçümler böceklerin ortalama ağız uzunluğunun yabancı bitkilerin gelmelerinden itibaren düzenli biçimde değiştiğini göstermektedir. Bugün, *K.paniculata* ile beslenen Teksas toplumlarının ortalama ağız uzunluğu yerli konak bitkisi ile beslenen toplumlarınkinden yüzde 8 daha uzundur ve Florida'da, sabun eriği böceklerinin *K. elegans* ile beslendiği durumlarda ağız uzunluğu balon biçimli asma ile beslenmenin olduğu durumdan yüzde 25 daha kısadır. Bu farklılıkların genetik bir temeli vardır. Değişmiş bir çevreye-yeni besin bitkilerine-yapılan uyarlanma büyük çaplı ve hızla gerçekleşen morfolojik değişimlere yol açmıştır.

Fenotipik Değişkenliğin Bileşenleri

Nicel özelliklerin evrimini tartışmamız için Bölüm 9'da gördüğümüz bazı kavramları hatırlamamız ve anlamlarını genişletmemiz gerekmekte. Değişkenliği ölçen önemli bir kavram *değişke* (V)'dir [varyans] ve bir örneklemdeki bireysel gözlemlerin, *aritmetik ortalama*dan olan karesi alınmış sapmalarının ortalama değeri şeklinde tanımlanır. Değişkenin karekökü *standard sapmadır* ($s = \sqrt{V}$) ve gözlemlerle aynı birimsel düzeyde ölçülür.Eğer bir değişken normal (çan-eğrisi biçimli) bir sıklık dağılımı gösteriyorsa, gözlemlerin yüzde 68'si ortalamanın her iki yanından olan bir standard sapmalık alan içinde yer alır; gözlemlerin yüzde 96'sı 2 standard sapmalık alanda, yüzde 99.7'si ise 3 standard sapmalık alan içinde yer alır (bkz. Çerçeve C, Bölüm 9).

Bir fenotipik özellikteki **fenotipik değişke** (V_P) genotipler arsındaki farklılıklardan kaynaklanan değişke (**genetik değişke**, V_G) ile çevrenin ve gelişimsel gürültünün doğrudan etkilerinden kaynaklanan değişkenin (**çevresel değişke**,V_E) toplamıdır. Bir başka deyişle, $V_P = V_G + V_E$ dir. Şu an yalnızca tek bir lokusun fenotip üzerine etkisini göz önüne alırsak, iki homozigotun ortalamaları arasındaki orta noktayı referans noktası olarak düşünebiliriz (Şekil 13.4). O halde, A_1A_1 bireylerinin ortalama fenotipi bu orta noktadan $+a$ oranında sapma gösterirler; A_2A_2 bireylerininki ise $-a$ oranında. Bu a değeri, bir alelin BİRİKİMSEL DEĞERİ olarak tanımlanır ve fenotipin bir lokustaki genotipten ne oranda etkilendiğini ölçer. Eğer fenotipin kalıtımı tamamen birikimsel ise, heterozigot fenotipinin değeri iki homozigotun değerlerinin tam orta noktasında yer alır. Böyle birikimsel etkiler genetik değişkenin oldukça önemli bir bileşeni olan ve V_A ile gösterilen BİRİKİMSEL GENETİK DEĞİŞKE ortaya çıkışından sorumludur. (Genetik değişke, V_G baskınlık ve epistazlı gen etki-



Şekil 13.4 Bir lokustaki iki alelin bir özellik değerine birikimsel etkileri. Kalıtım tamamen birikimsel olduğunda, heterozigot değeri homozigotlarınkinin orta noktasında *yer* alır. Genotipteki bir A_1 ya da A_2 alelinin yer değiştirmesi ile oluşacak birikimsel etki ise a ile gösterilmektedir (bu örnekte, $a = 2$). a 'ının büyüklüğü birikimsel genetik değişkenin (V_A) büyüklüğünü etkilemektedir. Her genotipe ait fenotipik değişkenlik çevresel değişke, V_E, ile ölçülür.

leşimlerinden kaynaklanan birikimsel olmayan bileşenler de içerebilir. Ancak burada biz onlarla ilgilenmeyeceğiz).

Birikimsel genetik değişke, hem alellerin fenotip üzerine olan birikimsel etkilerinin büyüklüğüne hem de genotip sıklıklarına bağımlıdır. Eğer bir genotip en yaygın olan genotip ise, bireylerin çoğunun fenotipi ortalama fenotipe yakındır. Böylece değişke, birkaç genotipin aşağı yukarı eşit sıklıkta olduğu (bir başka deyişle, alel sıklıklarının birbirine aşağı yukarı eşit olması) durumdakine göre daha düşük olacaktır. Şekil 13.4'de olduğu gibi, p ve q alel sıklıklarına sahip iki alel tamamen birikimsel etkiler gösterdiğinde, tek bir lokustaki V_A,

$$V_A = 2pqa^2$$

şeklinde olacaktır. Fenotipe birkaç lokus birikimsel olarak etkide bulunduğunda, her hangi bir genotipin ortalama fenotipi, ilgili lokusların katkıda bulundukları fenotipik değerlerin toplamı olacaktır. Aynı şekilde V_A, ilgili lokusların katkıda bulundukları birikimsel değişkenin toplamıdır.

Birikimsel genetik değişke evrimsel teoride anahtar bir rol oynar çünkü *alellerin birikimsel etkileri ebeveynler ile yavruları arasındaki genetik benzerliğin derecesinden sorumludur* ve bu nedenle de *toplumlar içinde seçilime verilen yanıtın temelini oluştururlar*. Aleller birikimsel etki gösterdiklerinde, bir yavru dölün beklenen ortalama fenotipi ebeveynlerinin ortalama fenotipine eşittir*. Doğal seçilimle evrim, fenotipik olarak farklı ebeveynler arasındaki seçilimin bir sonraki kuşağın ortalama fenotipine yansımasını gerektirir. Bu nedenle, V_A **seçilime bir yanıt** verilmesini sağlar. Bu yanıt, bir kuşağın özellik durumundaki-önceki kuşakta gerçekleşen seçilimin sonucu olarak ortaya çıkan-bir değişiklik anlamına gelir.

Fenotipik değişkenin bireyler arasındaki birikimsel genetik farklılıklardan kaynaklanan bölümüne özelliğin **dar anlamlı kalıtsallığı** denir ve bu h^2N ile gösterilir. Kalıtsallık, alel sıklıklarına bağımlı olan birikimsel genetik değişke (V_A) ile belirlenir. Özelliğin gelişimini ya da ifadesini etkileyen çevresel etkenlere kısmen bağımlı olan çevresel değişke (V_E) da kalıtsallığı belirler. Dar anlamlı kalıtsallık,

$$h_N^2 = V_A/V_P$$

olarak tanımlanır. Burada, $V_P = V_G + V_E$ dir ve V_G, V_A ile birikimsel-olmayan genetik bileşenlerin toplamıdır. Alel sıklıkları ve çevresel koşullar toplumdan topluma değişebileceği için, kalıtsallığın bir hesabının tam olarak geçerli olması ölçümün yapıldığı toplum ve çevre durumu açısından söz konusudur. Dahası, bir özelliğin kalıtsallığı 0.75 ise, özelliği sanki-istenen bir resmin elde edilmesi için boyaların karıştırılmasında olduğu gibi-genlerin ve çevrenin karıştırılmasıyla elde edilen ¾'ü "genetik" ¼'ü "çevresel" bir özellik şeklinde algılamak yanlıştır. İstatistiksel olarak bölümlenen şey özellikteki *değişkenliktir* ve bu bölümlenin kendisi de belirli bir toplumun özelliğidir, bir özelliğin değişmez, sabit bir durumu değildir. Üstelik, evrimsel çalışmalar açısından birikimsel genetik değişke kalıtsallıktan sıkça daha bilgilendiricidir (Houle, 1992).

Birikimsel genetik değişke akrabalar arasındaki benzerliklerden hesaplanır. Hesaplamaları doğru ve tam yapmak açısından, akrabaların yetiştiği çevrelerin benzerlik derecesinin akraba-olmayanlarınkinden daha yüksek olmaması gerekir; aksi takdirde, ortak genlerden kaynaklanan benzerliği ortak çevrelerden kaynaklanan benzerlikten ayırmak mümkün olmayabilir.

Bir özelliğin dar anlamlı kalıtsallığı (h^2N), yavrudöl fenotiplerinin, her yavru dölü oluşturan iki ebeveynin ortalaması (x) üzerine olan *regresyon*unun eğimine (b) eşittir (bkz. Aşağıda Şekil 13.8; aynı zamanda bkz. Şekil 9.20). Bu ilişkilenmenin eğimi, bütün y değerlerinin doğrudan olan karesi alınmış sapmalarının toplamını en küçük hale getirecek bir şekilde hesaplanır. Yavru döl ile ebeveynler arasındaki çakışmanın derecesi düştükçe regresyonun eğimi de düşer (Şekil 13.8'in A ve B bölümlerini karşılaştırın). Bundan dolayı, ebeveynler ile yavrudöl arasındaki benzerliği azaltan her hangi bir şey (fenotip üzerine olan çevresel etkiler ya da dominans gibi) kalıtsallığı da azaltır. V_A ve diğer genetik bileşenler, siblingler ("tam siblingler") ya da yarım siblingler (sadece tek bir ortak ebeveyni olan bireyler) gibi diğer akrabalar arasındaki benzerlikler kullanılarak da hesaplanabilir.

Nicel özelliklerin analizine devam etmemizden önce genetik temellerini anla-

*Ebeveyn ve yavru döl arasındaki korelasyon bir lokusta dominans söz konusu olduğunda daha düşüktür.

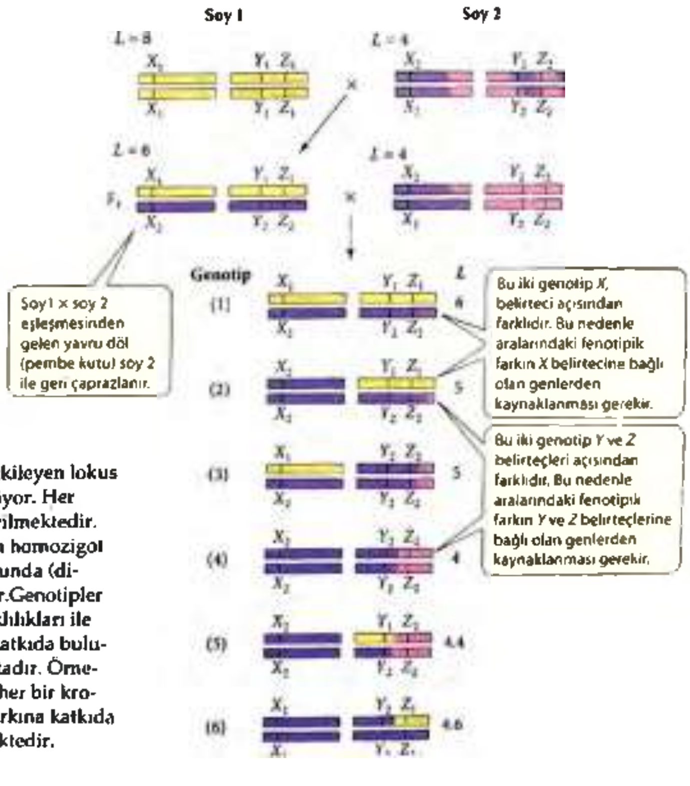
malıyız: etki yapan lokus sayısı, bunların özelliği etkileme biçimi ve lokuslar arasındaki bağlantının rolü.

Çok genli Özellikler Ne Oranda Çok genlidir?

Bir özellikteki değişkenliğe katkıda bulunan lokus sayısı o özelliğin gelişimine fiilen katkıda bulunan lokus sayısından daha az olabilir. Bununla birlikte, yalnızca değişkenlik gösteren lokuslar saptanabilir-ve küçük fenotipik etkileri olanları saptamak kolay bir iş değildir. Lokus saptamanın temel yöntemi fenotipik farklılıkların genetik belirteçler ile ilişkilenmesine dayanır. Diyelim ki, basit varsayımsal bir örneği ele alırsak, iki kromozom çiftine sahip bir sinek türünün kendileşmiş iki soyu olsun, bu soylar kanat uzunluğu açısından farklı olsunlar ve aynı zamanda her bir kromozomda bir tane belirteç lokusun farklı alellerini taşısınlar (Şekil 13.5). Birinci soy, birinci ve ikinci kromozomda bulunan X_1 ve Y_1 alelleri için homozigot olsun. İkinci soy ise X_2 ve Y_2 alelleri için homozigot olsun. F_1 ile ikinci soy arasında yapılan bir geri-çapraz ($X_1X_2Y_1Y_2 \times X_2X_2Y_2Y_2$) dört belirteç kombinasyonuna sahip yavru döl verir. $X_1X_2Y_2Y_2$ ve $X_2X_2Y_2Y_2$ gibi kimi yavrudöl yalnızca 1.kromozom açısından birbirinden farklıdır. Eğer bunlar kanat uzunluğu açısından da farklı iseler, o zaman 1. kromozom değişkenliğe katkısı olan ve X lokusu ile bağlantı içinde olan *en az bir* lokus taşıyor demektir (Şekil 13.5'teki 2 ve 4 ya da 1 ve 3 numaralı genotipleri karşılaştırın).

Yukarıdaki çerçevenin yanısıra, ikinci kromozomda iki belirteç lokusun (Y ve Z) daha kendileşmiş soylarda bulunduğunu varsayalım. F_1 ebeveynindeki krosover sonucunda, yine yavru dölün bir kısmı sadece Y lokusu açısından ya da sadece Z lokusu açısından farklı olacaktır. Eğer kanat uzunluğu, sadece Y lokusunda farklı olan sineklerde farklı ise ve aynı zamanda kanat uzunluğu sadece Z lokusunda farklı olan sineklerde farklı ise, o halde bu genlerin belirteç olduğu kromozom bölgelerinin her birinde, kanat uzunluğunu etkileyen en az bir gen bulunması gerekir. Böylesi sonuçlar özelliği etkileyen en az üç lokus olduğu anlamına gelir (Şekil 13.5'teki 4 ve 5 numaralı genotipleri ve 4 ve 6 numaralı genotipleri karşılaştırın; bu iki genotipik farklılaşma biçiminin, bu iki kromozom bölgesinin farklı büyüklükte fenotipik etkileri olduğunu gösterdiğine dikkat de edin).

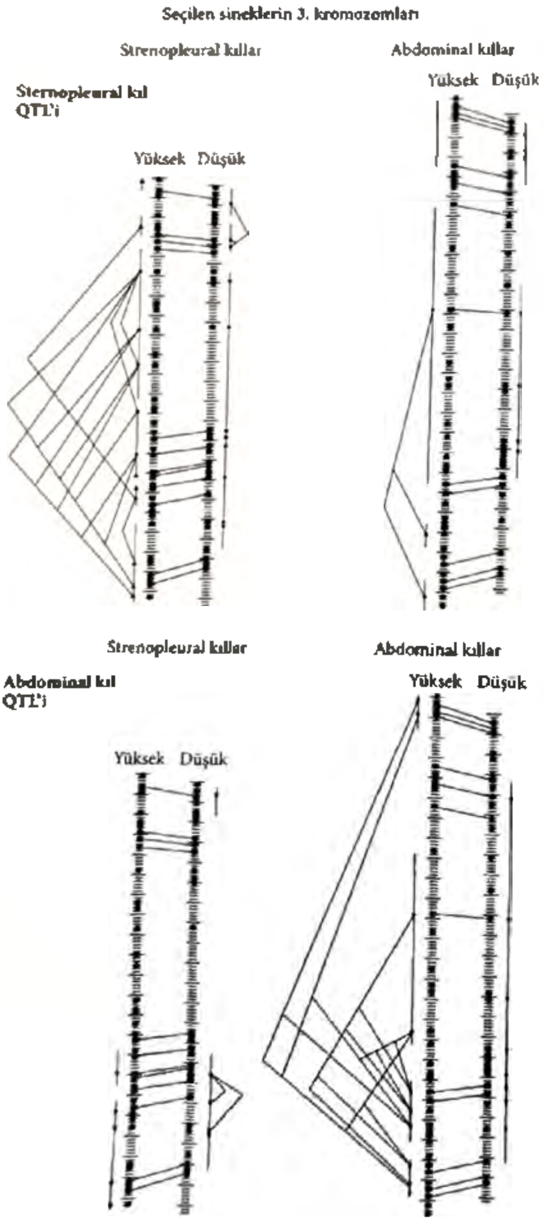
Organizmanın tüm kromozomlarına dağılmış ne kadar çok belirteç olursa, o kadar çok kromozom bölgesi birbiriyle karşılaştırılabilir ve böylece özelliği etkileyen daha çok sayıda lokus saptanabilir (tabii ki kimi belirteçler çalışılan özelliğin her hangi bir farklılığı ile ilişkilenmeyebilir ve böylece, özelliği etkileyen yakın bağlantılı bir gen hakkında kanıt sağlayamayabilir). Genetikçiler, geleneksel olarak, bu tür çalışmalarda morfolojik mutasyonları kullanmışlardır ancak şu an giderek artan şekilde (polimorfik restriksüyon bölgeleri ya da transpozonlar gibi) moleküler belirteçleri kullanmaktadırlar. Bunun nedeni, iyi-çalışılmış organizmalarda bu tür belirteçlerin çoğunun



Şekil 13.5 Bir kantitatif özellikteki değişkenliği etkileyen lokus sayısının bulunmasına ilişkin temel yöntem gösteriliyor. Her genotipin yarattığı ortalama özellik değeri (*L*) gösterilmektedir. Soy 1 ve soy 2 üç belirteç lokusun (*X*, *Y*, *Z*) hepsi için homozigot durumdadır. F_1'i soy 2 ile geri-çaprazlamanın sonucunda (diğerleriyle birlikte) 1-6 genotipleri ortaya çıkmaktadır.Genotipler arasındaki *L* farklılıkları, taşıdıkları belirteçlerin farklılıkları ile ilişkilenmektedir; böylece, özellikteki değişkenliğe katkıda bulunan en az lokus sayısını hesaplamak olanaklı olmaktadır. Örneğin genotip 1, genotip 2 ya da 3 ile karşılaştırılması, her bir kromozom üzerinde soy 1 ve soy 2 arasındaki özellik farkına katkıda bulunan en az bir lokus olması gerektiğini göstermektedir.

bulunabilmesidir. Bu yöntem **QTL haritalaması** (QTL, "nicel özellik lokusu" ya da "lokusları" nı simgeler) adını alır. Bir QTL tek bir lokus anlamında düşünülmemelidir; daha çok, bir ya da daha fazlasının çalışılan özelliği etkilediği pek çok gen içerebilen bir kromozom aralığı demektir. Çok sayıda moleküler belirteç kullanarak pek çok potansiyel lokusu saptamak ve yerini bulmak için çok sayıda yavru dölün karşılaştırılması gerekir ve elde edilen veri özel istatisiksel analizlere tutulur.

Trudy Mackay vd. *Drosophila melanogaster*'de kıl sayısının genetiği üzerine son derece yoğun çalışmalar yapmışlardır (örn., Nuzhdin vd., 1999; Dilda ve Mackay, 2002). Çalıştıkları kıllar abdomen ve sternopleron (toraksın yan tarafında bir bölüm) üzerindedir ve duyu işlevine sahip olup periferal sinir sisteminin bir parçasıdırlar.Araştırıcılar, çok sayıda yabanıl sinekle kurulmuş laboratuvar toplumlarını kullanarak çok ve az sayıda kıl taşıyan bireyler elde etmek için seçilim yaptılar (Long vd., 1995). Yüksek-sayılı ve az-sayılı seçilmiş soylar arasındaki genetik farklılıkları incelemek için X kromozomundaki ve 3. kromozomdaki transpozonları belirteç olarak kullandılar. 53 QTL saptadılar; bunlardan 33 tanesi sternopleuron kıl sayısını, 31 tanesi abdomen kıl sayısını ve 11 tanesi de her iki özelliği birden etkiliyordu (Şekil 13.6). Bazı QTL alellerinin etkisi, birkaç kıl eklemeye ya da çıkarmaya varacak oranda büyük ölçekliydi fakat çoğu alelin etkisi küçüktü. Pek çok QTL fenotip üzerine hem birikimsel etki hem de güçlü EPISTAZLI ETKILEŞIM göstermekteydi ki bunun anlamı bazı lokus çiftlerinin birlikte etkilerinin onların bireysel etkilerinin toplamından farklı olduğuydu. Bir çok QTL in fenotipik etkileri eşeyler arasında büyük farklılık gösteriyordu ve kimi QTL in etkisi de sineklerin yetiştirildiği sıcaklığa bağımlıydı (başka bir deyişle, bu QTL'ler, Bölüm 9'da tanımlandığı gibi, genotip × çevre etkileşimleri gösteriyordu; bkz. Şekil 9.18).



Şekil 13.6 Bu şekilde, tek bir kromozomda dahi pek çok lokusun bir özellikteki değişkenliğe katkı yapabileceğini ve iki özelliğe ilişkin değişkenliğin, kısmen paylaşılan (pleiotropik) kısmen de paylaşılmayan lokuslardan kaynaklanabileceği gösterilmektedir. Şekil, *Drosophila melanogaster* toplumları arasındaki kıl sayısı farklılıklarına katkıda bulunan ve 3. kromozomda yer alan QTL'in yerlerini göstermektedir. Bu toplumlar, strenopleural (solda gösteriliyor) ya da abdominal (sağda gösteriliyor) kılların sayılarında değişiklik yapmak için seçilime uğratılmışlardır. Her iki seçilim tipinde de, toplumlar daha çok sayıda ("Yüksek") ya da az sayıda ("Düşük") kılı olan bireyler oluşturmak için seçilime uğratıldılar. Her iki kıl çeşidi de seçilen tüm toplumlarda analiz edildi ve böylece hem sternopleural (şeklin yukarı bölümünde gösteriliyor) hem de abdominal (şeklin alt bölümünde gösteriliyor) kıllar için olan QTL yerleri seçilen tüm toplumlar için belirlendi. Şeklin yukarı bölümündeki "merdiven" strenopleural değişim için seçilen toplumlardaki strenopleural QTL yerlerini, aşağı bölümdeki "merdiven" ise abdominal değişim için seçilen toplumlardaki abdominal QTL yerlerini aynı toplumda göstermektedir. Siyah renkli daireler genetik belirteç olarak kullanılan transpozonları simgelemektedir. Kromozomlar arasındaki çizgiler hem "Yüksek" hem de "Düşük" toplumlardaki belirteçleri birleştirmektedir. Her bir QTL'in yeri bir daire ya da üçgen ile belirtilmektedir; üçgen ya da daireleri birleştiren ince çizgi, özelliğin gerçek geninin yer alabileceği aralığı göstermektedir. Aralarında açı olacak şekilde kesişen çizgiler ise, etkileşerek kıl sayısına birikimsel-olmayan biçimde katkı yapan QTL'i ifade etmektedir. Bazı QTL şeklin hem üst hem de alt bölümünde yer almaktadır-bir başka deyişle, her iki kıl tipini de etkilemektedirler (Dilda ve Mackay 2002'den).

QTL'lerin çoğu, geçmişteki çalışmalardan kıl morfolojisini ya da periferal sinir sistemini etkiledikleri bilinen ADAY LOKUSLAR'ın yer aldığı kromozom bölgelerine haritalanıyordu. Bu lokusların bazılarındaki DNA dizi değişkenliğinin kıl değişkenliği ile ilişkili olduğu gösterilmiştir ve DNA dizisi ile saptanan bu lokus alellerinin *Drosophila*'nın doğal toplumlarında yüksek sıklıklarda bulunduğu saptanmıştır (Lai vd., 1994). Bu lokuslardaki değişkenliği yaratan, bu nedenle, mutasyon-seçilim dengesi değildir; ya seçilim açısından nötrdür ya da dengeleyici seçilim ile korunup devam ettirilmektedir (Bölüm 12).

Bu ve benzeri çalışmalar nicel özelliklerin çalışılması açısından önemli sonuçlara işaret etmektedir (Mackay, 2001; Dilda ve Mackay, 2002). Nicel özelliklere ilişkin modeller bir özellikteki değişkenliğin, genellikle, küçük etkileri olan çok sayıdaki lokustan kaynaklandığını kabul eder. Bununla birlikte, değişkenliğin bir kısmı, gerçekte, büyük etkileri bulunan lokuslardan kaynaklanıyor olabilir. İstatistiksel modellerde, değişkenliğin, işlevsel olarak birbirinin yerine geçebilen lokuslardaki birikimsel olarak etkiyen alellerin toplam etkisinden kaynaklandığı sıkça kabul edilmiştir. Kıl sayısındaki değişkenlik, bununla birlikte, birbirinin yerine geçemeyen lokuslardan kaynaklanmaktadır: bu lokusların gelişimde farklı rolleri vardır ve fenotipi oluştururken birbirileriyle etkileşirler. Ancak böylesi karmaşık gen etkileşimlerini konu edinen modeller—bu alandaki araştırıcılar için önemli olmalarına karşın—bu kitabın kapsamı dışındadır.

Bağlantı Dengesizliği

İki lokustaki aleller birbirileriyle rastgele şekilde ilişkilenirlerse onların BAĞLANTI DENGESİ'nde oldukları söylenir. Bu aleller rasgele-olmayan şekilde ilişkilendiklerinde ise BAĞLANTI DENGESİZLİĞİ söz konusudur (bkz. Bölüm 9).

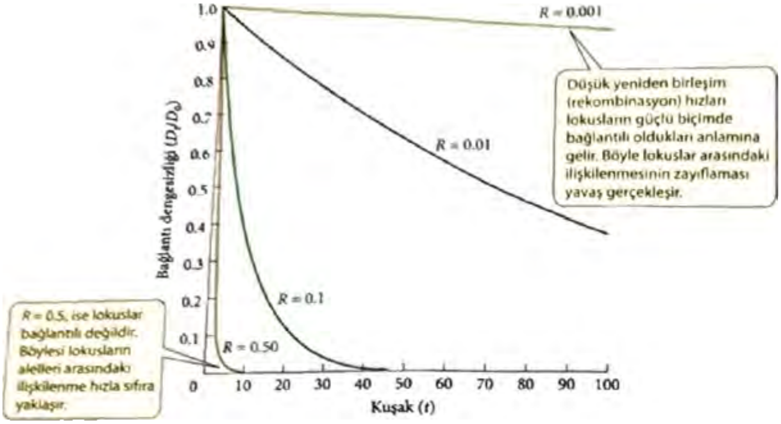
Pek çok bakımdan önemi olan bu kavramlar en iyi ifadelerini, toplumda meydana getirilen tüm gametler arasındaki farklı alel kombinasyonlarının sıklıkları şeklinde, bulurlar. A_1 ve A_2 alellerinin sıklıkları, sırasıyla, p_A ve q_A olsun; B_1 ve B_2'ninkiler ise p_B ve q_B olsun. Dört çeşit gamet ortaya çıkar (A_1B_1, A_1B_2, A_2B_1, A_2B_2) ve bunların sıklıklarını da, sırasıyla, g_{11}, g_{12}, g_{21}, g_{22} şeklinde gösterelim. A ve B lokuslarındaki aleller rasgele ilişkileniyorlarsa, o zaman her hangi bir gamet çeşidinin sıklığı, basitçe, ilgili alel sıklıklarının çarpımına eşit olacaktır (örneğin, A_1B_2 gametlerinin beklenen sıklığı $g_{12} = p_Aq_B$ olur). Bu bağlantı eşitliği durumunda, lokuslar sıkı bağlantı içinde olabilirdi fakat A_1 alelinin bir kopyasının aynı kromozomda yakınında B_1 alelinin bulunması olasılığı p_B, yani onun toplumdaki sıklığı, olurdu.

Eğer lokuslar bağlantı dengesizliğinde iseler, bununla birlikte, gamet sıklıkları beklenen değerlerden sapar; gamet sıklıkları alel sıklıkları kullanılarak tahminlenemez, bunun yerine doğrudan ölçülmeleri gerekir. Bir BAĞLANTI DENGESİZLİĞİ KATSAYISI olan D şu şekilde tanımlanabilir: $D = (g_{11} \times g_{22}) - (g_{12} \times g_{21})$. Eğer $D > 0$ ise, A_1B_1 ve A_2B_2 gametleri, ve aynı zamanda onların birleşmesiyle oluşan genotipler ($A_1A_1B_1B_1$ gibi.), beklenenden daha sık biçimde toplumda bulunacaklardır.

Eğer lokuslar belirli bir özelliğe birikimsel olarak katkıda bulunuyorlarsa ve $A_1A_1B_1B_1$ ve $A_2A_2B_2B_2$ genotipleri en uç fenotipleri sergiliyorsalar (örneğin, en büyük ve en küçük büyüklükler) o zaman, banğlantı dengesizliği uç fenotiplerin sıklığını yükselteceği için, *pozitif bağlantı dengesizliği fenotipik (ve genetik) değişkenliği artırır.* Aynı şekilde, eğer $D < 0$ ise, bu genotipler beklenenden daha az bulunacaklar ve fenotipik değişkenlik te böylece azalacaktır. Yeniden birleşim sıklıkları banğlantı dengesizliği durumuna getirme yönünde işleyen bir süreçtir ve bu nedenle, D'nin negatif ya da pozitif olmasına bağlı olarak, değişkenliği artırır ya da azaltır. Eğer bu iki lokus farklı özellikleri etkiliyorsa, aralarındaki pozitif bir ilişkilenme ($D > 0$), aşağıda göreceğimiz gibi, bu iki özellik arasında bir korelasyon yaratabilecektir.

Kuşakların geçmesiyle, iki lokus arasındaki yeniden birleşim hızına bağlı olarak, *çifte heterozigotlardaki yeniden birleşim nedeniyle bağlantı dengesizliğinin düzeyinde düşüş olur* (Şekil 13.7; ayrıca bkz. Şekil 9.15). Peki, o halde neden iki lokus ya da bir gendeki iki bölge açısından bağlantı dengesizliği ile karşılaşırız? Bunun birkaç olası nedeni vardır.

1. Rastgele-olmayan eşleşme bağlantı dengesizliğini devam ettirebilir. Uç bir durumda, bağlantı dengesizliği gösteren organizmaların örneklemi, üreme açısından birbirinden yalıtılmış iki türü fiilen içerebilir.



Şekil 13.7 Farklı yeniden birleşim hızlarına (R) sahip lokus çiftleri açısından, başlangıç değerine (D_0) oranla bağlantı dengesizliğinin (D) zamanla gösterdiği düşüş. Lokuslar bağlantılı değilse $R = 0.5$ olur (Hartl and Clark 1989'dan).

2. Yeni bir mutasyon ortaya çıktığında, bu tek kopya kromozomdaki diğer lokusların belirli alelleri ile ilişkilenir ve dolayısıyla sözkonusu alellerle bağlantı dengesizliğindedir. Bu mutasyonun kopyaları, yeniden birleşim tarafından bozuluncaya dek, sonraki kuşaklarda bu ilişkilenme içinde kalır.
3. Toplum, kısa bir zaman önce, farklı alel sıklıkları olan iki ayrı toplumun birleşmesiyle meydana getirilmiştir, ve bağlantı dengesizliği henüz bozulmamış durumdadır.
4. Yeniden birleşim çok düşük düzeydedir ya da hiç yoktur. Kromozom inversiyonları ve partenogenesiz (eşeysiz üreme) böyle bir duruma yol açar.
5. Bağlantı dengesizliğine genetik sürüklenme yol açıyor olabilir. Eğer yeniden birleşim hızı çok düşük ise, yukarıdaki örnekte verilen dört gamet çeşidi bir lokustaki dört alel olarak düşünülebilir. Bu "aleller"den biri tesadüf eseri olarak yüksek sıklığa ulaşabilir ve bu da diğerlerine oranla aşırı miktardaki bir gamet kombinasyonu demektir.
6. İki ya da daha çok gen kombinasyonun uyumu rekombinant tiplerinkinden daha yüksek ise doğal seçilim bağlantı dengesizliği yaratabilir.

Nicel Özelliklerin Evrimi

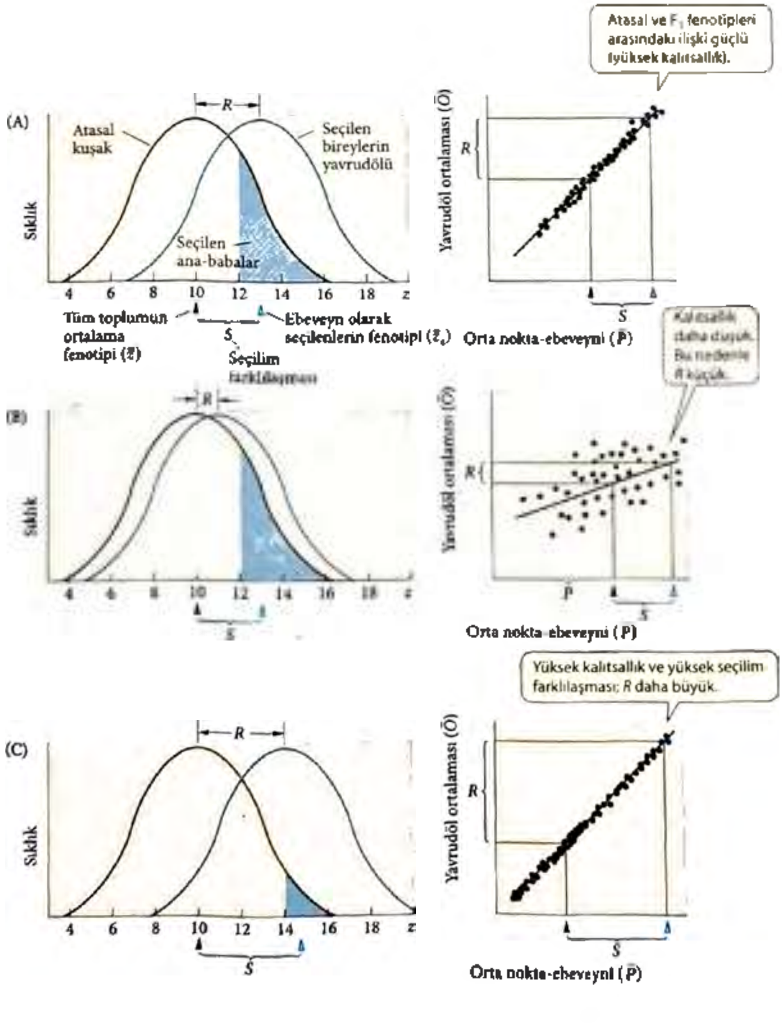
Doğal populasyonlardaki genetik değişkenlik miktarı

Pek çok değişik türde, çalışılan pek çok özellik açısından kalıtsal değişkenliğin bulunduğu bildirilmiştir (Lynch ve Walsh 1998). Bununla birlikte, bütün özellikler eşit oranda değişken değildir. Örneğin, uyumla güçlü bir korelasyon içinde bulunan (fekondite gibi) özellikler, uyumu güçlü biçimde etkilemiyor gözüken özelliklerden daha düşük kalıtsallığa sahip olma eğilimindedirler (Mousseau ve Roff 1987). Bunula birlikte, uyum bileşenlerinin düşük h^2_N göstermesi diğer varyans bileşenlerinin, özellikle V_E'ın, $h^2_N = V_A/V_P$ ifadesinin paydasında daha büyük olarak yer almasından kaynaklanır. Uyum bileşenlerinin birikimsel genetik değişkesi (V_A) gerçekten de morfolojik ve diğer özelliklerinkinden daha yüksektir; bunun olası nedeni, pek çok fizyolojik ve morfolojik özelliklerin uyumu *etkiliyor* olmasıdır (Houle vd. 1996).

Bazı durumlarda, özellikler genetik açıdan hiç değişkenlik taşımıyor gözükmektedir. Genetik değişkenlik azlığı, o halde, evrimleşmenin yönünü etkileyen (örneğin, bir böcek belli bitkilerden daha çok bazı bitki türlerine uyarlanabilir) ya da uyarlanmayı tamamen engelleyen genetik bir kısıtlama olacaktır. Örneğin, bakır ya da çinkonun toprak derişimlerinin yüksek olduğu maden civarı yerlerde, bu toksik metallere karşı birkaç ot türü tolerans evrimleştirmesine karşın (bkz. Şekil 13.2), pek çok bitki türü evrimleştirmemiştir. Bakır emdirilmiş toprağa çok sayıda tohum ekmek yoluyla, normal toprakta yetişen değişik ot türlerinin toplumları bakır toleransı açısından araştırıldı. Önceden diğer bölgelerde tolerans evrimleştirmiş türlerin az sayıda toleranslı yavru bitki verdikleri görüldü, ancak, daha önce toleranslı toplumlar evrimleştirmemiş olan türlerin çoğunun hiç toleranslı yavru bitki vermediği bulundu (Macnair 1981; Bradshaw 1991). Böyle türlerde, bakır toleransının evrimleşmesini sağlayabilecek genetik değişkenlik ya çok ender ya da hiç yok gibidir.

Seçilime verilen yanıt

Bir z nicel özelliği (örneğin sıçanların kuyruk uzunluğu) üzerine etkiyen seçilimin en basit modelinde, z'nin bir toplumda normal sıklık dağılımı gösterdiğini kabul ederiz (özellik üzerine görece küçük etkilerde bulunan çok sayıdaki lokus serbest biçimde yeniden birleştiğinde, kabaca normal bir dağılımın söz konusu olmasını bekleriz). Varsayalım ki bir araştırıcı, bir kafes toplumunda, sadece belirli bir değerden daha uzun kuyruğu olan sıçanları üreterek, daha uzun kuyruk açısından bir seçilim yapıyor olsun, diğer bir deyişle özellik için dağılım belirli bir değerden sonrası için budanmış olsun. Bu tür seçilime budanmış tek yönlü seçilim adı verilir. Anne-baba olarak seçilen bireylerin ortalama kuyruk uzunluğu, alındıkları toplumun ortalamasından ($\bar{z}$), seçilim diferansiyeli olan *S* oranında farklıdır (Şekil 13.8A). Seçilen anne-babaların doğan yavruları arasındaki ortalama kuyruk uzunluğu ($\bar{z}'$), bir bütün olarak bir önceki kuşağın ortalamasından ($\bar{z}$), **seçilime verilen yanıt**, *R*, oranında farklıdır (Şekil 13.8A, sağ taraftaki grafik). *R*'nin büyüklüğü özelliğin kalıtsallığı (Şekil 13.8'deki A ve B grafiklerini karşılaştırın) ve seçilim di-



Şekil 13.8 Bir kantitatif özelliğin seçilim yanıtı özelliğin kalıtsallığına ve seçilim farklılaşmasına bağımlıdır. (A) Siyah renkli eğri, başlangıç ortalama değeri 10 olan, normal dağılan bir özelliği (z) göstermektedir. Budanan (truncation) seçilim söz konusudur ve z>12 olan bireyler çoğalmaktadır. Sağdaki grafik, anababa olarak seçilen çiftlerin ortalama fenotipi ($\bar{P}$) ile onların yavrudöllerininki ($\bar{O}$) arasındaki güçlü ilişkilenmeyi-bir başka deyişle yüksek kalıtsallığı-göstermektedir. Mavi renkli daireler seçilen ebeveynleri ve yavrudölü, siyah renkli daireler ise (eğer üreselerdi oluşabilecek) toplumun geri kalanını temsil etmektedir. Kalıtsallık yüksek olduğundan, seçilim farklılaşması *S* yüksek bir seçilim yanıtı (*R*) ile sonuçlanır. Mavi eğri z'nin bir sonraki dağılımını ifade etmektedir ki bu dağılımın ortalaması atasal kuşağın ortalamasının sağına doğru *R* birim olarak yer almaktadır. (B) Koşullar bir önceki ile aynı kalmakla birlikte ebeveynlerin ve yavrudölün fenotipleri arasındaki ilişki daha değişkendir ve sağdaki grafikteki eğimi daha düşüktür; bir başka deyişle, kalıtsallık daha düşüktür. Sonuç olarak, seçilim farklılaşması *S'* daha düşük bir yanıta (*R*) yol açacak nitelikte olacaktır. Yavrudölün sıklık dağılımı (mavi eğri) sağa yalnızca hafif biçimde kayacaktır. (C) Bu durumda kalıtsallık, A'da olduğu gibi, oldukça yüksektir ancak seçilen ebeveynler için z >14'dir. Böylece, seçilim farklılaşması *S* de daha büyük olur ve bu da daha büyük seçilim yanıtı (*R*) ile sonuçlanır.

feransiyali S ile orantılıdır (A ve C grafiklerini karşılaştırın)*. Aslında, yavrudölün, anne-babaların seçilmesinden (S) kaynaklanan ortalama fenotip değişimi (R) şu regresyon doğrusu ile doğrudan okunabilir;

$$R = h^2_N S$$

Bu eşitlik $h^2_N = R/S$ şeklinde yeniden düzenlenebileceğinden kalıtsallık, S (araştırıcının kontrolü altındadır) ve R'nin ölçüldüğü bir seçilim deneyinden hesaplanabilir. h^2_N'nin böylesi bir hesabı **gerçekleşen kalıtsallık** adını alır. Dobzhansky ve Spassky'nin (Bölüm 9'dan anımsayabileceğiniz gibi) *Drosophila pseudoobscura*'da ışığa yönelimin kalıtsallığını yaklaşık olarak 0.09 olarak hesapladığı yol işte budur (bkz. Şekil 9.21).

Seçilim ilerledikçe optimum değere daha yakın fenotipler meydana getiren alellerin sıklığını artırır. Bu alel sıklıkları arttıkça, önceden son derece nadir olan çok lokuslu genotipler (farklı lokuslardaki alellerin birleşimleri) yaygın hale geçer ve böylece, daha önce etkin biçimde bulunmayan feonotipler ortaya çıkar. *Bu şekilde, çok-genli bir özelliğin ortalaması* (herhangi bir yeni mutasyon oluşmasa dahi) *yönlü seçilim ilerledikçe başlangıçtaki değişkenlik durumlarının dışındaki bir duruma doğru kayar.*

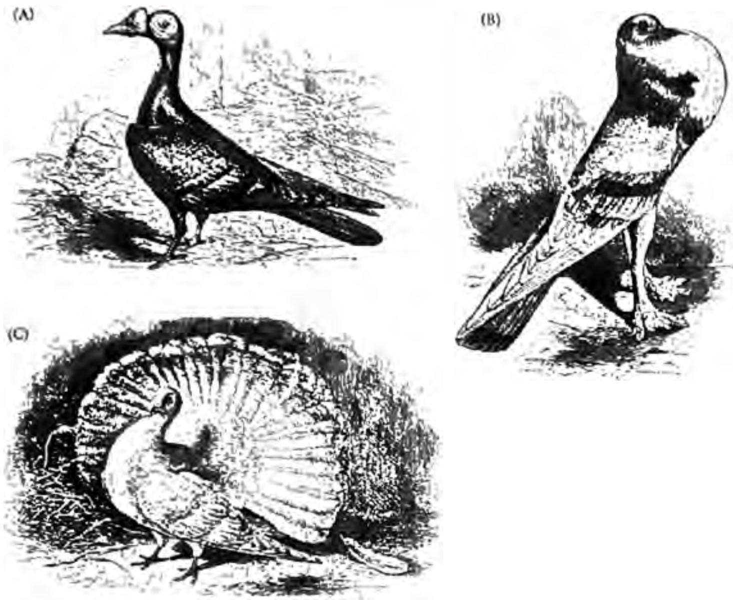
Farklı lokuslardaki aleller fenotipe olan etkilerinin büyüklüğü açısından farklı iseler, en büyük avantajlı etkilere sahip olanlar olasılıkla ilk önce sabitlenirler (Orr 1998). Durumu karmaşıklaştıran etkenlerin yokluğunda, uzun süre devam eden yönlü seçilim, genetik değişkenliği ortadan kaldırarak, sonunda tüm avantajlı alelleri sabitleyecektir. Seçilime bu noktadan sonra verilecek yanıt için o halde yeni değişkenlik gerekir ve bu da oluşacak mutasyonlar ile sağlanır. Pek çok özellik açısından MUTASYON DEĞİŞKENLİĞİ, V_m-mutasyon yoluyla yeni birikimsel genetik değişkenliğin katılması-her kuşak için $10^{-3} \times V_E$ büyüklüğü düzeyindedir; yani, çevresel değişkenliğin yaklaşık binde biri kadardır. Böylece, tamamen homozigot olan bir toplum, tamamen birikimsel olarak kalıtılan bir özellik için, mutasyon yoluyla, $V_A/(V_A + V_E) = h^2 \approx 0.5$ değerine yaklaşık bin kuşakta ulaşabilecektir (bununla birlikte, bu mutasyonların çoğu zararlı pleiotropik etkilere ve net bir seçilimsel dejavantaja sahipseler, "kullanılabilir" mutasyon çeşitliği çok daha az miktarda olabilir; Hansen ve Houle 2004).

Yapay seçilime verilen yanıtlar

Hayvan ve bitki yetiştiricileri, evcil türleri olağan dışı biçimlerde değiştirmek için, yapay seçilimi kullanmışlardır (Şekil 13.9). Darwin *Türlerin Kökeni*'ni, böyle değişimlerin irdelendiği bir bölümle açmaktaydı ve o zamandan bu yana evrimsel biyologlar da yapay seçilimi kullanarak evrim hakkında kullanışlı çıkarsamalar yapmaktadırlar. Yapay seçilim doğal seçilimden farklıdır çünkü deneyi yapan kişi organizmanın genel uyumundan çok belirli bir özellik üzerine odaklanır. Bununla birlikte, doğal seçilim sıkça yapay seçilime çok benzer biçimde işler.

Sadece birkaç kuşak boyunca gerçekleşen yapay seçilime verilen yanıtlar, anne-baba ve yavrudölü gibi, akrabalar arasındaki korelasyonlara dayanan kalıtsallık hesabından tahmin edilen yanıtlara, genellikle, oldukça yakındır. Bununla birlikte böyle kalıtsallık hesapları, bir özellik de çok sayıda kuşak boyu nca devam eden yapay seçilimin oluşturduğu değişimi nadiren tam olarak tahmin eder. Bunun nedenleri, bağlantı dengesizliği ve genetik değişkenlikteki değişimler, mutasyonla yeni genetik değişkenliğin girişi ve sıkça yapay seçilime zıt biçimde gelişen doğal seçilim etkinliğidir (Hill ve Cabellaro 1992). Örneğin, tek bir laboratuvar toplumundan alınan *Drosophila melanogaster* soylarında karın kıllarının artışı için yapay seçilim gerçekleştiren B. H. Yoo (1980)'nun yaptığı bir deneyde bu tür etkiler bulunmuştur. Yoo 86 kuşak boyunca, 250 sinekteki kıl sayısını kaydetmiş ve sonraki kuşağı, her eşeyden en yüksek sayıya sahip 50 sineği alarak elde etmiştir. Seçilim soylarının alındığı ana toplumdaki ortalama kıl sayısı dişilerde 9.35 olarak bulunmuştu ve dişilerin yüzde 99'undan fazlası da 14'den daha az sayıda kıla sahipti (başka bir deyişle, ortalamanın üç standard sapma üzerinde olan bir değer). 86 kuşak geçtik-

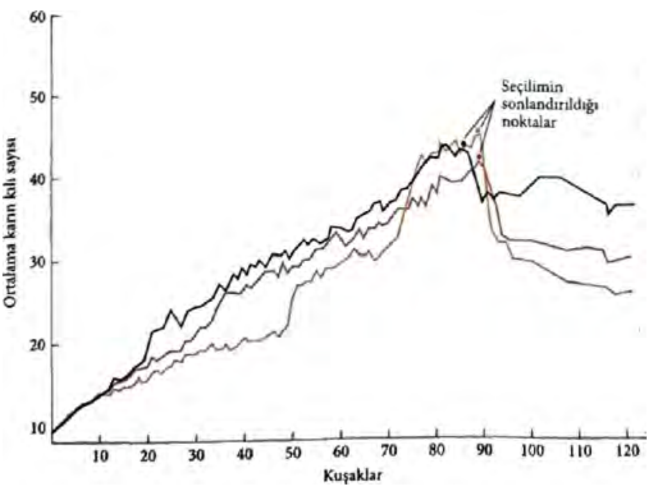
* Burada verilen basit eşitlik, evcil türlerin yapay seçilime yanıtlarını kestirmek için kullanılan yetiştirici eşitliğidir. Evrimsel biyologlarca daha sık kullanılan kavramsal açıdan benzer bir eşitlik $\Delta\bar{z} = V_A/\bar{w} \times d\bar{w}/d\bar{z}$ dir. Burada z özellik durumunu, V_A biçimsel birikimsel genetik değişkeyi ve w uyum başarısını göstermektedir. Böylece, özellik ortalamasının evrimleşme hızı, V_A ve özellik değerine göre uyum başarısının türeviyle orantılıdır (Lande 1976a). Evrimin hızını doğrudan belirlemedeki rolü nedeniyle, "evrimleşebilme"yi V_A, h^2_N olan kalıtsallık düzeyinden daha iyi ölçer (Houle 1992).



Şekil 13.9 Yapay seçilimin sonuçları: evcilleştirilmiş güvercinlerin soylarının hepsi seçilimsel üretme yoluyla yabani kaya güvercininden türetilmişlerdir. Her soy, yabani atasına hemen hiç benzemeyen özelliklere sahiptir. Bunlar arasında, (A) İngiliz posta güvercinin uzun gagası, gözlerin etrafını saran tüysüz bölge; (B) İngiliz kursağı-şişiren güvercinindeki şişkin özfagus, dik duruş ve tüylü ayak parmakları; (C) Yelpaze kuyruklu güvercindeki 32 (ya da daha fazla) tüylü kuyruk. Yelpaze kuyruk oldukça ilgi çekicidir çünkü güvercin ailesindeki tüm türlerin (ve pek çok kuş ailesi türünün) normalde kuyrukları 12 tüylüdür. Bu çizimler Darwin'in *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (1868) adlı kitabından alınmıştır. Darwin güvercin besliyor, güvercin soylarını ayrıntılı biçimde inceliyor ve güvercinlerden ve diğer evcilleştirilmiş hayvanlardan elde edilen bilgiyi evrim düşüncesini geliştirmek için kullanıyordu.

ten sonra, deneysel toplumlardaki ortalama kıl sayısı 35–45 olacak şekilde artmıştı (Şekil 13.10). Bu durum ortalama yüzde 316'lık bir artışa, ya da başka bir deyişle, 12–19'luk bir fenotipik standard sapmaya karşılık gelir ve başlangıçtaki değişkenlik aralığının çok ötesindedir. Çok kısa bir süre içinde doğal seçilim, taşıl kayıtlarında genellikle gözlenen hızın çok üzerinde ilerleyen bir hızla, devasa bir evrimsel değişim meydana getirmişti.

Bu süreç, bununla birlikte, sabit bir biçimde devam etmedi. Deneysel toplumların bazısı küçük ölçekli değişim periyodlarının ardından hızlı artış dönemleri sergilemekteydi. Fenotipik yanıtttaki bu tür düzensizlikler kısmen, oldukça büyük etkileri olan yeni mutasyonların ortaya çıkmasından ve sabitlenmesinden kaynaklanmaktadır (Mackay vd. 1994). Kimi toplumlar sonunda yanıt vermeyi durdurdular: bir **seçilim platosuna** ulaştılar. Seçilime verilen yanıtın bu duruşunun nedeni



Şekil 13.10 *Drosophila melanogaster*'in üç laboratuvar toplumunda karın kılı sayısını artırmak için yapılan yapay seçilime verilen yanıtlar. Yaklaşık 86 kuşaklık seçilim ardından ortalamaların büyük oranda artığı görülmüştü. Seçilim, renkli daireler ile gösterilen noktalarda sona erdirildi ve ardından, kıl sayısında düşüş gözlendi ki bu az sayıda kıla sahip genotiplerin uyum değerinin daha yüksek olduğuna işaret etmekteydi (Yoo 1980'den).

genetik çeşitliliğin tükenmesi değildi çünkü Yoo 86 kuşak sonrasında seçilimi durdurduğunda ("gevşettiğinde"), ortalama kıl sayısı düşüş gösterdi ve bu da genetik değişkenliğin hâlâ var olduğunu kanıtlamaktaydı.

Seçilim gevşetildiğinde bir seçilim platosunun ve bir düşüşün ortaya çıkması doğal seçilim deneylerinde yaygın olarak gözlenen bir durumdur. Bu örüntüler, doğal seçilim tarafından meydana getirilir ve yapay seçilimde yapılanla uyuşmaz: seçilen özelliğin uç değerlerini veren genotiplerin uyum başarısı düşüktür. Uyum başarısındaki değişimler hem zararlı alellerin zararlı olmayanlarla birlikte taşınmasından (bağlantı dengesizliği) hem de pleiotropiden kaynaklanır. Örneğin Yoo, kıl sayılarını artıran alellere olan sıkı bağlantılarından dolayı letal alellerin sıklıklarının seçilen toplumlarda arttığını bulmuştur. Diğer araştırıcılar ise, kıl sayısını etkileyen bazı alellerin yaşayabilirliği düşüren pleiotropik etkileri olduğunu göstermiştir (Kearsey ve Barns 1970; Mackay vd. 1992).

Bazı araştırıcılar, yapay olarak seçilen özelliklerin küçüklerden çok, büyük deneysel toplumlarda daha hızlı değiştiğini bulmuşlardır (örn. Weber ve Diggins 1990; López ve López-Fanjul 1993). Bunun nedeni, mutasyonun büyük toplumlarda küçük olanlara oranla daha fazla genetik çeşitlilik yaratması, büyük toplumlarda genetik sürüklenme ile değişkenlik yitirmenin daha yavaş olması ve doğal seçilimin büyük toplumlarda daha etkin olmasıdır (Alel sıklığı değişiminin doğal seçilimden mi yoksa genetik sürüklenlemeden mi daha çok etkileneceğinin, seçilim katsayısı ile toplum büyüklüğü arasındaki ilişkiye bağlı olduğunu 12. Bölüm'den anımsayın).

Doğal Toplumlardaki Seçilim

Nicel özellikler üzerinden doğal seçilimin ölçülmesi

Doğal toplumlarla yapılan çalışmalarda doğal seçilimin nicel özellikler üzerindeki gücünü ölçen kimi yaklaşımlar geliştirilmiştir. Bir özelliğin ortalaması ($\bar{z}$) ve değişkesi (V) tek bir kuşak içinde seçilimden önce ($\bar{z}_b$, V_b) ve ardından da sonra ($\bar{z}_a$, V_a) ölçülürse, en basit seçilim indeksleri elde edilip kullanılabilir. (Örneğin, bu ölçümler önce juveniller daha sonra da başarılı bir şekilde gelişimini tamamlayıp üreyebilen erginler üzerinden yapılabilir). O halde, eğer seçilim yönlü ise, seçilim **yoğunluğ**unun bir indeksi,

$$i = \frac{\bar{z}_a - \bar{z}_b}{\sqrt{V_P}}$$

olur ve burada V_P, fenotip değişkesidir (varyans).

Eğer seçilim denge kurucu ya da ayırıcı tipte ise, bir kuşak içinde fenotip değişkesindeki değişim, SEÇILIMIN DEĞIŞKE ÜSTÜNDEKI yoğunluğunun bir indeksini verir:

$$j = \frac{V_a - V_b}{V_b}$$

(Endler, 1986). Bu indeks, seçilim denge kurucu ise negatif, ayırıcı ise pozitif değer alır.

Seçilimin bir diğer ölçüsü **seçilimde değişim derecesidir,** yani, fenotip değerleri (z) ve o fenotiplerin uyum başarıları (w) arasındaki ilişkinin eğimi olan b*. Bu ölçü, örneğin gaga uzunluğu (z_1) ve vücut büyüklüğü (z_2) açısından olduğu gibi, kimi özellikler belirli düzeyde birbiri ile korelasyon içinde bulunduğunda özellikle kullanışlıdır. Her bir özellik (örn. z_1), diğerini (örn. z_2) -istatistiksel anlamda- sabit tutarak şu eşitlikle hesaplanabilir:

$$w = a + b_1 z_1 + b_2 z_2$$

(Lande ve Arnold 1983). b_1 ve b_2 eğimleri (kısmi regresyon katsayıları) ile, örneğin, gaga uzunluğundaki değişimlerin aynı vücut büyüklüğüne sahip bireylerdeki uyum değerlerini ne oranda etkileyeceği hesaplanabilir. Pek çok çalışmada, juvenilden ergin hale hayatta kalış örneğinde olduğu gibi, uyum başarısının bütün olarak kendisinden çok uyum başarısının belirli bazı bileşenleri hesaplanır.

*Eğim, fenotipik özelliğe ait uyum değerinin türevidir ve Lande eşitliğindeki fenotipik özelliğin evrimleşme hızının önemli bir belirleyicisi olan $d\bar{w}/d\bar{z}$ ilişkisine çok benzer (bir önceki dipnota bkz., syf. 306)

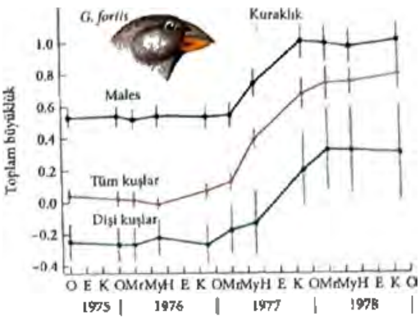
Nicel özellikler üzerine etkiyen seçilim örnekleri

DARWİN'İN İSPİNOZLARI. Peter ve Rosemary Grant (1986, 1989) vd. belirli Galápagos Adaları'nda yaşayan bazı Darwin ispinozları üzerinde uzun dönemli çalışmalar gerçekleştirdiler. Daha büyük (özellikle daha derin) gagalı kuşların büyük, sert kabuklu tohumları daha etkin biçimde besin olarak kullandıklarını, buna karşın küçük yumuşak tohumların daha küçük gagalı kuşlarca etkin olarak kullanıldığına dair kimi kanıtlar olduğunu gösterdiler. Adalar 1977'de ciddi bir kuraklığa maruz kaldığında, özellikle küçük olan tohumlar nadirleşti, orta büyüklükteki yer ispinozları (*Geospiza fortis*) çoğalamadı ve toplumları, büyük oranda ölümler yüzünden, çöküşe geçti. Hayatta kalanlar, kuraklık öncesine oranla, daha büyük yapılıydı ve gagaları da büyüktü (Şekil 13. 11). Kuraklık öncesi toplum ($\bar{z}_b$) ile hayatta kalanlar ($\bar{z}_a$) arasındaki morfoloji farkları kullanılarak seçilim yoğunluğu *i* ve seçilim gradyeni *b* üç özellik açısından hesaplandı:

Özellik	*i*	*b*
Ağırlık	0.28	0.23
Gaga uzunluğu	0.21	–0.17
Gaga derinliği	0.30	0.43

i değerleri her özelliğin 0.2-0.3 standard sapma civarında arttığına işaret etmektedir ki bu tek bir kuşakta gerçekleşmiş oldukça büyük bir değişimdir. *b* değerleri, diğer özellik sabit tutulduğunda, her bir özellik ile hayatta kalma arasındaki ilişkinin gücünü ortaya koymaktadır. Seçilim, gerçekten de ortamda bulunan tek besin olan büyük ve sert kabuklu tohumlarla daha etkin beslenebildikleri için, büyük ve derin gagalara sahip kuşları güçlü biçimde üstün kılmıştır. Negatif *b* değerleri, seçilimin kısa gagaları avantajlı kıldığını göstermektedir. Bununla birlikte, seçilimin yönüne zıt bir şekilde gaga uzunluğu artışmıştır ki bunun nedeni gaga uzunluğunun gaga derinliği ile korelasyon içinde olmasıdır. Böylece, eğer bir özellik daha güçlü biçimde seçilen bir diğer özellikle korelasyon içinde ise, seçilim yönüne zıt bir yöne evrimleşebilir (bu konuya yakında döneceğiz).

Bu ispinozlar niye sürekli olarak büyük gagalar evrimleştirmiyorlar? Grant'ler normal yıllarda, bolca bulunan küçük tohumlarla olasılıkla daha etkin beslenebildikleri için daha küçük gagalı kuşların yaşamlarının ilk yılında daha iyi hayatta kaldıklarını keşfettiler; üstelik, küçük yapılı dişiler büyük yapılı olanlara göre yaşamlarının daha erken dönemlerinde çoğalmaktadırlar. Böylece, birbiri ile çatışan seçilim baskıları, ortalama olarak, orta büyüklükte gagayı avantajlı kılan denge kurucu seçilimi yaratmaktadır.

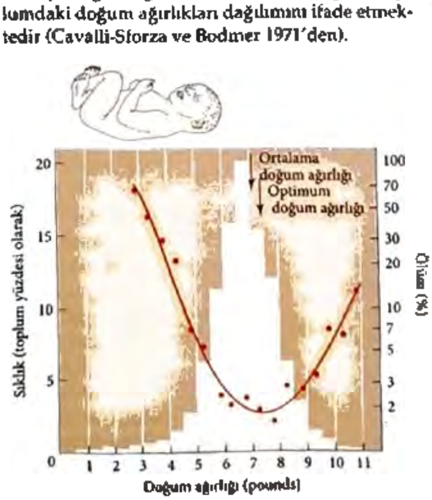


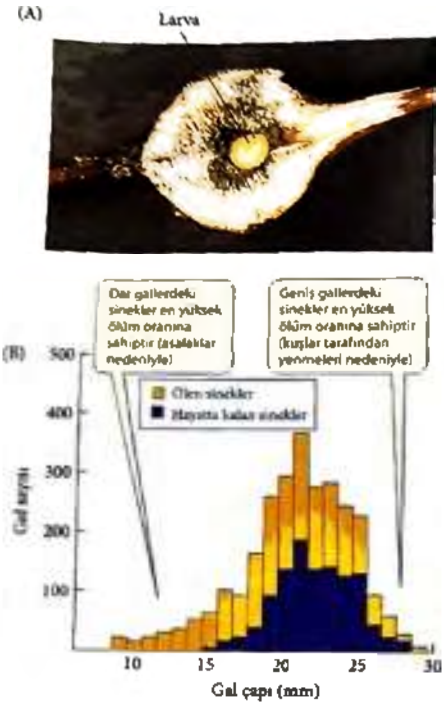
Şekil 13.11 Galapagos takım adalarındaki Daphne Adası'nda yaşayan yer ispinozu *Geospiza fortis*'in, 1977'deki kuraklık sırasındaki ölümlere bağlı olarak ortalama büyüklüğündeki değişimler. 1977 ve 1978'deki değişimler tamamı ölümlerden kaynaklanmaktadır; bu süre boyunca hiç üreme olmamıştır. "Toplam büyüklük" birkaç özelliğe ait ölçümlerin bileşimi olan bir değerdir (Grant 1986'dan).

DENGE KURUCU SEÇİLİM KANITLARI. Pek çok özellik denge kurucu seçilim altındadır, böylece özellik ortalaması çok az değişir hatta hiç değişmeden kalır. Örneğin, insan yenidoğanları, doğum ortalamasından daha hafif ya da daha ağır olmak yerine doğum ağırlığı toplum ortalamasına daha yakın olduklarında, daha düşük ölüm oranları sergiler (Şekil 13.12; Karn ve Penrose 1951).

Denge kurucu seçilimin sıklıkla oluşmasına zıt seçilim etkenleri olan değiş-tokuşlar (**trade-off**) neden olur (Travis 1989). Arthur Weis vd. (1992) gal yapıcı altınçubuk sineğinin (*Eurosta solidaginis*) neden olduğu gallerin büyüklüğü üzerine farklı doğal düşmanların çatışan seçilim baskıları uyguladığını bulmuşlardır. Bu sineğin larvası konak bitki olan altınçubuk bitkisinin gövdesi üzerinde yuvarlak bir şişkinlik (gal) oluşumuna neden olur. Gal büyüklüğündeki değişkenliğin büyük bölümü gal içinde beslenen ve pupalaşıp baharda ergin olarak çıkan sinekteki genetik değişkenlikten kaynaklanır. Yaz boyunca, parazit eşek arıları olan *Eurytoma*

Şekil 13.12 İnsan doğum ağırlığı için olan denge kurucu seçilim. Bebek ölüm oranı noktalar ve onlara uyan eğri ile gösterilmektedir. Histogram toplumdaki doğum ağırlıkları dağılımını ifade etmektedir (Cavalli-Sforza ve Bodmer 1971'den).





Şekil 13.13 (A) Gal sineğinin (*Eurosta solidaginis*) bir altın çubuk bitkisinin açılmış gövde gallinin içinde yer alan larvası. (B) *E.solidaginis*'in yaptığı gallerin büyüklüğü üzerine etkiyen denge kurucu seçilim. Her çubuğun yüksekliği bir toplumdaki her bitki gal büyüklüğü oranını gösteriyor. Mavi renkli bölüm ise yaşayabilen larva oranını gösteriyor. Orta büyüklüğe sahip gallerde yer alan sineklerin en yüksek yaşayabilirliğe sahip oldukları bulunmuştur (A © Scott Camazine/Photo Researchers, Inc.; B Weis vd. 1992'den).

gigantea ve *E. obtusiventris* ovipozitörlerini gal içine sokarak sinek larvaları üzerine yumurtalarını bırakırlar. Kışın, ağaçkakanlar ve baştankaralar galleri açıp sinek pupaları ile beslenirler. Parazitlerin ve kuşların neden olduğu ölümler bahar mevsimi galleri inceleyerek belirlenebilir.

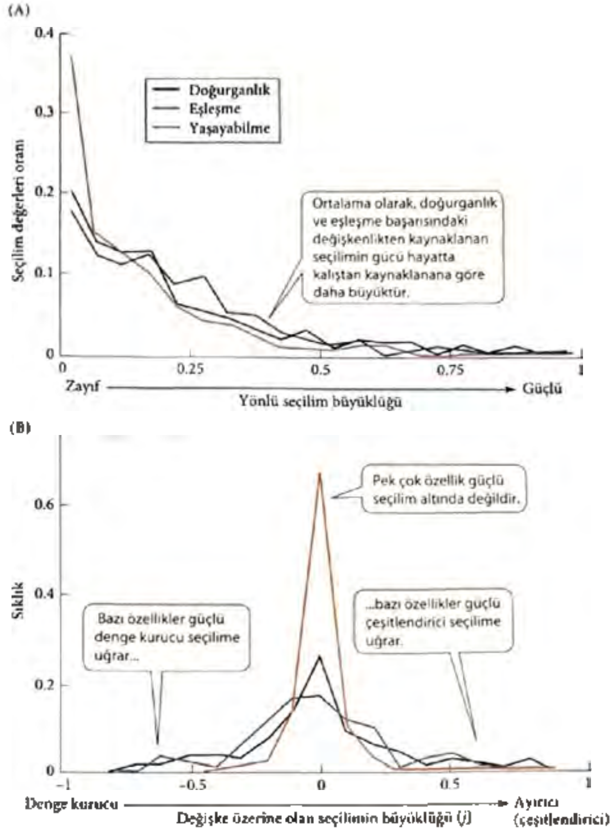
Araştırıcılar, eşek arısının ovipozitörü kalın dokulu galleri delemediği için, parazit *E. gigantea* 'nin, oldukça tutarlı biçimde, geniş galleri seçtiğini (dar gallerde sinek larvası ölüm düzeyi en yüksek değerine ulaşmıştır) bulmuşlardır. *Eurytoma obtusiventris* ise genellikle orta büyüklükteki galleri seçmekteydi. Buna karşın kuşlar en çok geniş gallere saldırmaktaydılar ve bu da gal çapının daha dar olmasına yol açan bir seçilim meydana getirmekteydi. Bütün bunlar biraraya geldiğinde, bu düşmanlar oldukça güçlü bir denge kurucu seçilim yapmaktaydılar ($j = -0.30$). Ancak asalakların yaptığı seçilim kuşların yaptığından daha zayıf olduğundan, yönlü bir seçilim bileşeni de ($i = 0.34$) saptanmıştır (Şekil 13.13).

MAĞARA ORGANİZMALARINDAKİ KÖRELMİŞ ÖZELLİKLER. Herhangi bir işlevi bulunmayan özelliklerin niye körelmiş hale geldikleri ve en sonunda da yitip gittikleri uzun zamandır çözülmeyi bekleyen bir sorundur. Örneğin, yılanlarda ayaklar ya körelmiş olarak bulunur ya da hiç yoktur; pek çok çiçek sadece dişi ya da erkek işlevine sahiptir ve körelmiş stamenleri ya da pistili bulunur.

Organların kullanma ve kullanılmamaya bağlı olarak devam ettirildiği ya da yitirildiğini söyleyen Lamarkçı açıklama biçimi uzun zamandır reddedilmiştir. Yeni-Darwinci kuram iki olası açıklama sunmaktadır: Kullanılmayan özelliklerin işlevsizleşmesine yol açan mutasyonlar genetik sürüklenme ile sabitlenirler ki bunun nedeni özellikte yaratılan değişkenliğin seçilimsel açıdan yansız olmasıdır. Diğer açıklama, belki de önemli bir işlevi engellediği ya da başka amaçlar için daha verimli biçimde kullanılabilecek bir enerji ve madde gerektirdiği için kullanılmayan organa karşı bir seçilimin olacağıdır. Dahası, kullanılmayan organ, pleiotropi nedeniyle, seçilimden dolayı artış gösteren bir başka özellikle negatif korelasyon içindeyse doğal seçilim tarafından dolaylı olarak indirgenecektir (Fong vd. 1995).

Gammarus minus, kabuklu bir Amphipod'un mağarada yaşayan toplumları, pek çok mağara hayvanı gibi, yüzeyde yaşayan akrabalarına oranla hayli indirgenmiş gözlere sahiptirler. Göz büyüklüğünün kalıtsallığı yüksektir. Erkek amfipodlar eşleşmeden sonra eşleri üzerinde bir ya da iki hafta daha kalırlar ve öteki erkeklere karşı onları korurlar. Jones ve Culver (1989) eşleşmiş amfipodların göz büyüklüklerini eşleşmemiş olan ve ortalama olarak daha düşük üreme başarısına sahip oldukları kabul edilen amfipodlarla karşılaştırmıştır. Birbirini izleyen 2 yıl boyunca her iki eşeyin eşleşen bireylerinin eşleşmemiş bireylere oranla, ortalama olarak, daha küçük gözlü oldukları gözlenmiştir. Araştırıcılar seçilim değişim derecesinin (b) -0.30 civarında olduğunu hesaplamışlardır ki bu küçük gözler için gerçekleşen seçilimin oldukça güçlü olduğunu göstermektedir. İndirgenmiş gözleri olan amfipodların neden daha yüksek eşleşme başarısı gösterdiği açık değildir. Bununla birlikte, diğer araştırıcıların nörobiyolojik araştırmalarından yola çıkarak yazarlar kullanılmayan görsel bir sistemin, görsel olmayan algı girişini işlemek için merkezi sinir sistemini daha serbest bir konuma getirebileceğini düşünmektedirler.

DOĞAL SEÇİLİMİN GÜCÜ. Doğal seçilimin gücü doğal toplumlarda pek çok nicel özellik çalışılarak hesaplanmıştır (Kingsolver vd. 2001). Doğal seçilimin gücünün oldukça orta şiddette olduğu yaygın olarak bulunmuştur, ancak güçlü seçilim düzeyleri de (b'nin, diyelim ki, 0.25'ten büyük olması) sıkça bildirilmiştir (Şekil 13.14A). Denge kurucu seçilim ve ayırıcı seçilim (yani, değişke üzerine olan seçilim) aynı yaygınlıkta bulunmaktadır (Şekil 13.14B). Eşleşme başarısı ve dişi doğurganlığına ilişkin seçilim gücünün, ortalama olarak, hayatta kalmaya ilişkin seçilim gücünden daha büyük olması yönünde bir eğilim vardır.



Şekil 13.14 Doğal toplumlarda özelliklere etkiyen seçilimin gücünün sıklık dağılımı (çeşitli çalışmaların sonuçları birlikte sunulmaktadır). (A) Üç eğri; doğurganlık, eşleşme başarısı ve yaşayabilirlikteki değişkenliğe bağlı olarak ortaya çıkan yönlü seçilimin gücünü göstermektedir. (B) Değişke üzerine olan seçilimin sıklık dağılımı-seçilim denge kurucu (negatif seçilim değerleri) ya da çeşitlendirici (pozitif seçilim değerleri) olduğunda. Denge kurucu seçilim ve çeşitlendirici seçilim eşit yaygınlıkta ortaya çıkıyor gözükmektedir (Kingsolver vd. 2001'den).

Nicel Özelliklerin Evrimine İlişkin Bir Yansızlık Modeli

Bir poligenik özellikteki değişkenliğe katkıda bulunan aleller seçilimsel açıdan yansız ise, özellikteki değişkenlik ve evrim yalnızca mutasyon (değişkenliği artırır) ve genetik sürüklenme (değişkenliği azaltır) ile belirlenecektir. Mutasyonla her kuşakta ortaya çıkan değişke, V_m, mutasyona uğrayan lokus sayısı, her lokustaki mutasyon hızı ve bir mutasyonun ortalama fenotipik etkisiyle doğru orantılıdır. Gördüğümüz gibi, V_m sıklıkla V_E'nin 0.001 katı kadardır (Lynch 1988).

Denge halinde, mutasyon genetik sürüklenme ile dengelendiğinde, genetik değişke ve kalıtsallık, kuramsal olarak, sabit bir değere ulaşacaktır ve bu değer, geçerli toplum büyüklüğü yüksek olduğunda, oldukça yüksek olacaktır. Genetik değişke oldukça sabit bir değerde kalmasına karşın, fenotipik ortalama sabit olmayacaktır. Özelliği etkileyebilecek mutasyonlar ortaya çıkıp genetik sürüklenme ile sabitlendikçe, ortalama rasgele biçimde dalgalanacaktır. Eğer başlangıçta bütün olan atasal bir toplumdan yalıtılmış olan toplumlar türemişse, mutasyon ve genetik sürüklenme-tıpkı tek bir lokusa yaptığı gibi (bkz. Bölüm 10)-bu toplumlar arasında poligenik özellik açısından genetik bir farklılaşma yaratacaktır. Özellik ortalamaları arasındaki değişke ile ölçülen toplumlar arası farklılaşma oranı, toplum büyüklüğüne bağlı olmayıp sadece mutasyon hızına bağlıdır. (Bunun aynı zamanda, tek bir lokustaki yansız mutasyon yer değiştirmeleri ile gerçekleşen toplum farklılaşma hızı için de geçerli olduğunu anımsayın; bkz. Bölüm 10.). Böyle bir süreklilik yalnızca özelliğin seçilim tarafından etkilenmediği durumda söz konusu olacaktır.

Evrimsel genetikçiler milyonlarca yıllık morfolojik evrim hızlarını, evrim genetik sürüklenme ile gerçekleşmesi halinde beklenecek hızlarla karşılaştırmışlardır. Michael Lynch (1990), bazı memeli gruplarının iskelet özelliklerinin evrimleşme hızlarını hem taşıllar (örn. at ve hominid soyları) hem de ortak atadan ayrılmaları ardından geçen zamana ilişkin güçlü hesaplamaların bulunduğu, yaşamakta olan türler arasındaki farklılar açısından inceledi. Lynch, bu tür özellikler için olan mutasyon hızının (V_m), farelerin ve yaşamakta olan diğer memeli türlerinin iskelet özellikleri için hesaplananla aşağı yukarı aynı olduğunu kabul ediyordu. Bulduğu şey, hemen tüm özelliklerin mutasyon ve genetik sürüklenmenin öngördüğü hızdan *daha düşük* hızlarla evrimleştiğidir. Yalnızca *Homo sapiens*'in kraniyal kapasitesi yansız modelden beklenecek hızdan daha yüksek bir hızla evrimleşmiş gözükmektedir. Pek çok özelliğin son derece düşük bir hızla evrimleşmiş gözükmesi, denge kurucu seçilimin özellikleri uzun dönemler boyunca kabaca sabit değerlerde tuttuğuna işaret etmektedir. Üstelik, taşıllar pek çok özelliğin son derece hızlı biçimde dalgalandığını ancak net değişimin küçük olduğunu göstermektedir (bkz. Şekil 4.21). Bu durum, uzun dönemlerdeki evrimleşme hızının kısa dönemleredekine oranla çok daha düşük olduğunu göstermektedir.

Bir Nicel Özellikteki Genetik Değişkenliği Koruyan Nedir?

Nicel özelliklerdeki genetik çeşitliliğe açıklama getirmek zor bir sorundur (Barton ve Turelli 1989). Yansız alel kuramı büyük toplumlarda yüksek genetik değişkenin olacağını öngörmesine karşın, küçük geçerli toplum büyüklüklerine sahip olduğu düşünülen türlerdeki (örn. Darwin ispinozlar, semenderler, fareler) özellikler için yapılan h^2_N hesaplamaları, daha yüksek birey sayısına sahip toplumları olan türlerinkiler kadar önemli düzeylerdedir (Houle 1989). Dahası, nicel değişkenliğe katkıda bulunan aleller, olasılıkla, nadiren seçilim açısından yansızdır. Görmüş olduğumuz gibi, pek çok nicel özellik önemli seçilim yoğunluğuna maruz kalmaktadır. Üstelik, *Drosophila* kıl çalışmalarından bildiğimiz üzere, nicel özellikler katkı yapan genlerin hayatta kalışa ve diğer uyum bileşenleri üzerine pleiotropik etkileri vardır. Böylece, seçilim açısından kendiliklerinden "önemsiz" özellikler dahi onları belirleyen genlerin pleiotropik etkilerinden ötürü dolaylı seçilime uğramaktadırlar (Dobzhansky 1956).

Nicel genetik çeşitliliğe açıklama getirmek için geliştirilmiş olan birkaç hipoteze bakıldığında, belki de en olası yaklaşım DEĞİŞEBİLİR SEÇİLİM ve MUTASYON-SEÇİLİM DENGESİ olandır. Optimum fenotipin bir kuşaktan diğerine dalgalanması genetik değişkenliğin yitimini, sonsuz biçimde olmasa da, erteleyebilir. Farklı optimum fenotiplere sahip toplumlar arasında gerçekleşen gen akışı her bir toplumda genetik çeşitliliğin korunmasını sağlayabilir. Üstelik, denge kurucu seçilimin aynı fenotipi avantajlı kıldığı toplumların genetik yapıları, mutasyon ve genetik sürüklenme özelliğe katkı yapan lokuslardaki alellerin yerine yenilerini koydukça, birbirinden farklılaşırlar. Böyle toplumlar arasında gerçekleşen gen akışı genetik değişkenliğin korunmasına yardımcı olacaktır (Goldstein ve Holsinger 1992). Bununla birlikte, oldukça tek düze koşullarda tutulan ve gen akışı engellenen laboratuvar toplumları kalıtsallığı olan özellikler açısından doğal toplumlardan farklı değildirler ve bu, değişebilir seçilim ve gen akışına yüklenen önemi kuşkuda bırakmaktadır (Bürgler vd. 1989).

Şu sıralar gözde olan bir hipotez, poligenik çeşitlilik düzeylerinin, denge kurucu seçilimle genetik çeşitlilik azalması ile mutasyonla yeni çeşitlilik girmesi (V_m) arasındaki bir dengeyi yansıttığı yönündedir (Lande 1976b; Houle vd. 1996). V_m'nin pek özelliğe etkiyen güçlü denge kurucu seçilime karşı duracak oranda yüksek olduğu kimi kuşkuyla karşılamaktadır ve bu, hipoteze karşı çıkılan noktalardan birini oluşturur. Üstelik, kıl sayısı gibi özelliklerin değişkesine önemli katkı yapan bazı alellerin sıklığı, mutasyon ile saflaştırıcı seçilim arasındaki bir dengeden beklenenden daha yüksektir (Lai vd. 1994). Öte yandan, uyum başarısıyla ilişkili bir özelliğe katkı yapan lokus sayısı tek bir morfolojik özelliğe katkısı bulunanlarınkinden çok daha fazladır. Böylece V_m uyum başarısıyla ilişkili özellikler açısından daha yüksek olacaktır ve bu da daha yüksek genetik değişkenin (V_A) korunacağı anlamına gelir. Gerçekte, mutasyon-seçilim dengesi hipotezinden beklenildiği gibi, uyum başarısıyla ilişkili özellikler için olan V_A morfolojik özellikler için olandan hayli yüksektir (Houle vd. 1996).

Nicel Özelliklerin Bağlantılı Evrimi

Bir özellikteki evrimsel değişim sıklıkla diğer özelliklerdeki değişimle korelasyon içindedir. Örneğin, vücut büyüklüğü birbirinden farklı olan hayvan türleri, bacak ya da bağırsak uzunluğu gibi pek çok özellik açısından da farklıdır. Bağlantılı evrim iki nedenden kaynaklanabilmektedir : bağlantılı seçilim ve genetik korelasyon.

Bağlantılı seçilim

Bağlantılı seçilimde iki ya da daha fazla sayıdaki özellik açısından, birbirinden bağımsız genetik çeşitlilik vardır; ancak seçilim bazı özellik durumu birleşimlerini diğerlerine göre üstün kılar ki bunun genellikle nedeni, ilgili özelliklerin işlevsel olarak birbirileriyle ilişkilenmesidir.

Edmund Brodie (1992) jartiyer yılanı *Thamnophis ordinoides*'in deri renk deseni ve kaçış davranışı üzerinde etkili olan bağlantılı seçilime ilişkin kanıtlar bulmuştur (Şekil 13.15). Bu yılanın derisi tekdüze renkli, benekli ve boyuna çizgili olabilmektedir. Brodie, deneysel bir alanda bu yılan kovalandığında, kimi yılanlar doğrusal bir hat boyunca kaçarken kimilerinin sık sık kaçış yönlerinin tersine hareket ettiğini gözlemiştir. Aynı anne babadan gelen kardeşlerin benzer şekilde davranması hem renklenmenin hem de kaçış davranışının yüksek oranda kalıtılabilir özellikler olduğunu göstermektedir. Farklı yılan türlerini çalışmış olan diğer araştırıcılar, avcılar tarafından farkedilmemelerini sağlayan renklenme dereceleri doğrultusunda benekli türlerin değişik hızlı kaçışlar yaptığını, ya da sabit bir noktada kaldıklarını sapta-

muşlardı. Çizgili yılanlar tek bir yöne doğru fırlayıp kaçma eğilimindedirler ve bunun nedeni olasılıkla avcıların hareket etmekte olan bir çizginin hızı ve pozisyonuna karar vermekte güçlük çekecek olmasıdır.

Brodie, 126 hamile yılandan doğan toplam 646 yavru yılanın renk desenlerini ve yön değiştirme eğilimlerini kaydetti. Her yılan tek tek işaretlendi ve böylece birey birey tanınabilmeleri sağlandı. Yılanlar uygun habitatlara bırakıldı ve ardından belirli dönemlerle izlendiler. Brodie, tekrar yakalanamayan yılanların çoğunun kargalar ve diğer avcılar tarafından yendiğine inanmaktaydı. En yüksek hayatta kalma oranına, hem iyice belirginleşmiş çizgilere sahip olup hem de düşük düzeyde geri dönüşlü hareket etme eğilimi gösterenler ile çizgisiz desene sahip olup aynı zamanda yüksek geri dönüşlü hareket etme eğilimi olanların ulaştığını buldu (Şekil 13.15). Çizgili olup kovalanırken geri dönüşlü hareket eden yılanlarınki gibi- diğer fenotiplerin hayatta kalma oranı düşük oluyordu. Böylece, renk deseni ve kaçma davranışı üzerinden etkiyen bağlantılı bir seçilim söz konusuydu ve bu seçilim yılan türleri arasında yapılan karşılaştırmalardan ve görsel algı teorisinden çıkarılan sonuçlar ile uyum içindeydi.



Şekil 13.15 Jartiyer yılanı (*Thamnophis ordinoides*) için sahadaki yaşayabilmeye göre iki özelliğin birleştirilmesiyle oluşturulmuş uyum değeri yüzeyi. Yüzeydeki bir noktanın yüksekliği, bağıl yaşayabilirlik olarak ifade edilen uyum değerini göstermektedir. Bu uyum değerleri, belirli benekli olma ve geri dönüşlülük (kaçarken aniden geriye doğru yön değiştirme eğilimi) değerlerine sahip bireyler kullanılarak elde edilmiştir (Brodie 1992'den).

Genetik korelasyon

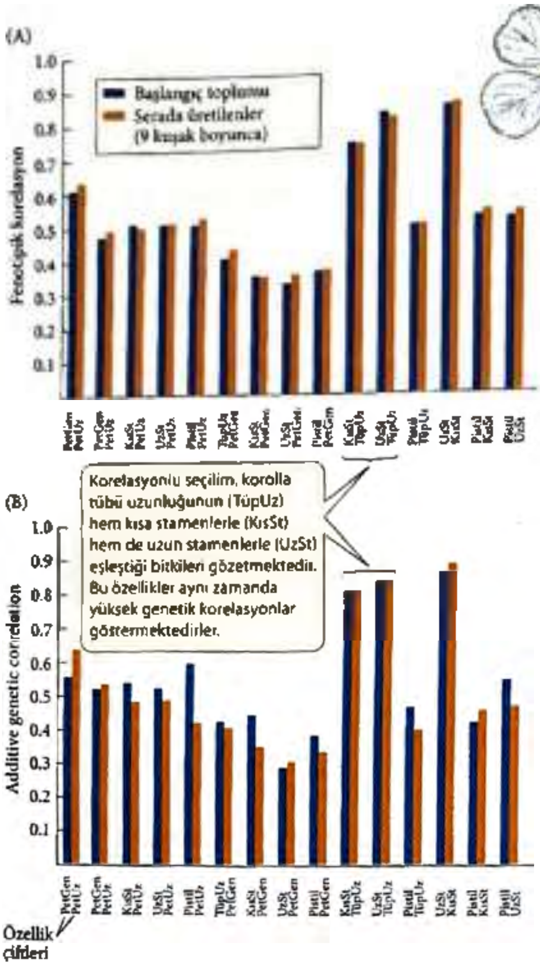
Bir türe baktığımızda, özelliklerin korelasyon içinde olduklarını sıkça gözlemleriz: örneğin, uzun boylu insanların kolları da uzundur. İki özellik arasındaki korelasyonun büyüklüğü-ne derece birlikte değişebildikleri- KORELASYON KATSAYISI (r) ile ifade edilir; bu katsayı +1.0 (her iki özelliğin birlikte artması ya da azalmasını ifade eden tam korelasyon durumu) ile -1.0 (bir özellik arttığında bir diğerinin onunla tam olarak doğru orantılı biçimde azalması) arasında değişir. Birbiriyle korelasyon içinde olmayan özellikler için $r = 0$ olur.

Örneğin, vücut büyüklüğü ile doğurganlık arasındaki **fenotipik korelasyon,** r_P, bir toplumdan aldığımız rasgele örneklemde ölçtüğümüz bir değerdir. Fenotipik değişkenin nasıl hem genetik hem de çevresel bileşenleri olabiliyorsa, fenotipik korelasyonun da böyle bileşenleri vardır. Aynı genotipe sahip bireylerin iki özelliği, bunlar besin benzeri çevresel etkenlerden etkilendikleri için, birlikte değişim gösterebilir. Böylesi özellikler **çevresel bir korelasyon,** r_E, sergiler. Genetik değişkenliğe sahip toplumlarda değişimlerin korelasyon içinde olması, her iki özelliği etkileyen genetik farklılıklardan dolayı ortaya çıkabilir ve bu durum **genetik bir korelasyona,** r_G, yol açar.

Genetik korelasyonlar iki şekilde ortaya çıkabilmektedir. Bir neden, her biri belirli bir özelliği etkileyen çeşitli genler arasında bağlantı dengesizliğinin bulunmasıdır. Bir diğer neden ise pleiotropidir-yani aynı genin farklı özellikleri etkilemesi. Bir özelliği artıran alleller diğer bir özelliği tam olarak artırıyor ya da azaltıyorsa pleiotropiden kaynaklanan korelasyon tam bir korelasyon olacaktır ($r_G = 1.0$ ya da -1.0). Eğer bazı genler özelliklerden yalnızca birini etkiliyorsa, ya da bazısı her iki özelliği aynı yönde değiştirirken (+,+ ya da –,–) diğer genler bu iki özellik üzerine zıt etkide bulunuyorsa (+,– ya da –,+) o zaman genetik korelasyon eksik bir korelasyon olacaktır.

Hem bağlantı dengesizliği hem de pleiotropi zamanla değişebilir böylece genetik korelasyonlar sabit kalmayıp evrimleşebilirler (Turelli 1988). Çuha çiçeği *Primula*'da pistil uzunluğu ile stamen yüksekliği arasındaki korelasyonda olduğu gibi (bkz. Şekil 9.16), bağlantı dengesizliğinden kaynaklanan bir genetik korelasyon-uyumsal gen birleşimlerini üstün kılan seçilim onu korumadığı sürece-yeniden birleşim nedeniyle azalacaktır. Bağlantı dengesizliği ile yaratılanınkinden daha yavaş olmakla birlikte, pleiotropinin oluşturduğu korelasyonlar da değişime uğrayabilir. Bazı aleller sabitlenebilir ve lokus böylece her hangi bir değişkenlik katkısında bulunmayıp korelasyon oluşmaz iken, diğer lokuslar, belki de yalnızca tek bir özelliği etkileyebilerek, çeşitlilik taşıyabilirler.

Genetik korelasyondaki değişimin bir diğer nedeni doğal seçilimdir: seçilim diğer lokusların pleiotropik etkilerini değiştiren DEĞİŞTİRİCİ ALELLER'i avantajlı kılabilir. Örneğin, Avustralya'da yaşayan bir leş sineği türü (*Lucilia cuprina*) bir böcek öldürücü olan diazinona maruz bırakıldığında, direnç aleli *R*'nin sıklığının artmasından kaynaklanan hızlı bir direnç evrimleşmesi gerçekleşmiştir. Başlangıçta dirençli sineklerin (diazinon yokluğunda test edildiklerinde) yaşayabilirliklerinin düşük olduğu ve yüksek bir bilateral asimetri (gelişimdeki düzensizlikleri yansıttığı düşünülür)





Şekil 13.16 Yabani turpun çiçek parçalarına ilişkin altı ölçüm değeri arasındaki fenotipik (A) ve genetik (B) korelasyonlar. Bağlantı eşitsizliğinin yol açtığı korelasyonların zamanla bozulması beklenir. Ancak, dokuz kuşaklık rasgele eşleşmenin ardından korelasyonlar başlangıç toplumundakilere benzemektedir. Bu durum, ilgili korelasyonların pleiotropinin sonucu olduğunu akla getirmektedir. Özellikler şunlardır; petal uzunluğu ve genişliği (PetUz, PetGen), korolla tübü uzunluğu (TüpUz), uzun ve kısa stamenlerin uzunluğu (UzSt, KısSt) ve pistil uzunluğudur (Pistil). Çiçeğin dört uzun ve iki kısa stameni bulunmaktadır (Conner 2002'den).

gösterdikleri bulundu. Bu özellikler R alelinin pleiotropik etkileriyle ortaya çıkmaktaydı. Birkaç yıl geçtikten sonra, bununla birlikte, yaşayabilirlik arttı ve asimetri düzeyi düştü. Bu değişimler R lokusundaki değişimlerden kaynaklanmamaktaydı çünkü R aleli, dirençli doğal toplumdan dirençli olmayan laboratuvar stoklarına geri çapraz ile geçirildiğinde, hâlâ pleiotropik etkiler sergilemekteydi. Daha çok, doğal seçilim diğer lokuslardaki değiştirici alellerin sıklığını artırmıştı ve bu da R alelinin zararlı etkilerini değiştirip yumuşatmıştı (McKenzie ve Clarke 1988).

Genetik korelasyon örnekleri

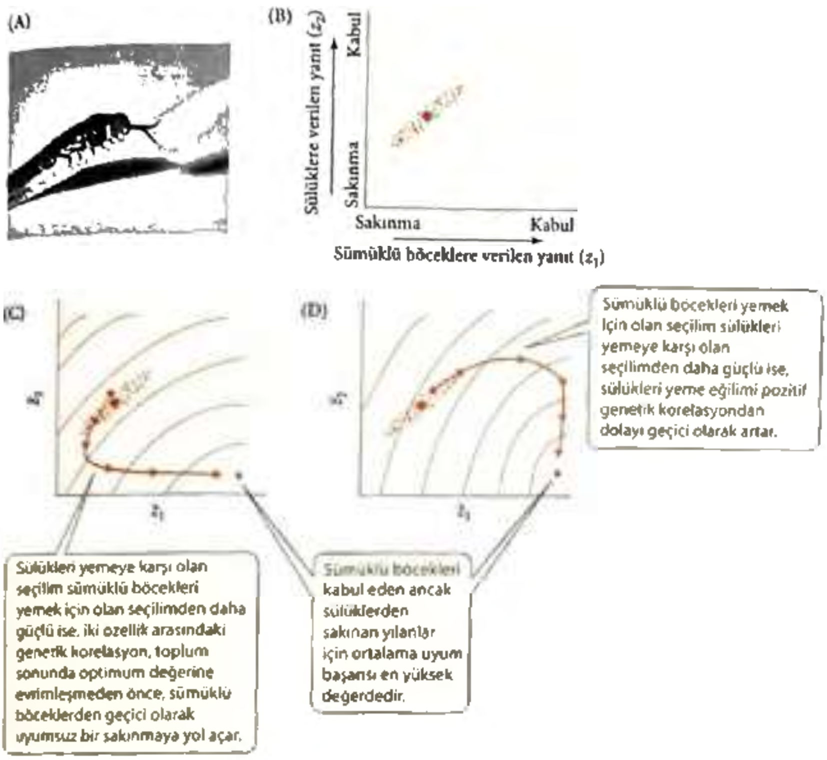
Özellikler arasındaki genetik korelasyon, genetik değişkenin akrabalar arası korelasyonlardan hesaplandığı şekilde hesaplanabilir. Örneğin, Brodie (1993) yenidoğan jartiyer yılanlarında kaçış davranışı ve deri renk desenini kaydettiği zaman her iki özelliğin de, doğadan yakalanmış aynı anneden gelen yavrular arasında farklı annelerin yavrularından daha çok benzer durumlar sergilediğini buldu ki bu da özelliklerdeki çeşitliliğin kalıtılabildiğine işaret ediyordu. Üstelik, toplumlardan birinde, deri renk örüntüsü ile kaçış davranışı arasında önemli düzeyde genetik bir korelasyon bulunuyordu ($r_G = -0.17$). Çizgili bir renk desenine sahip ailelerin bireyleri kovalandıklarında birkaç geri dönüşlü hareket yapıyordu, çizgili-olmayan bireyler ise kısa bir doğrusal mesafe kat ettikten sonra yön değiştiriyorlardı. Bir diğer coğrafi toplumda ise bu özellikler genetik korelasyon içinde değildiler. Toplumlar arasındaki bu farklılık, pleitropiden daha çok bağlantı dengesizliğinin genetik korelasyona yol açtığı yönündeki hipotezi desteklemektedir. Burada dikkat edilmesi gereken nokta, özellikler arasındaki genetik koreslayonun-daha önce sözü edildiği gibi-özelliklerin uyum üzerine olan etkileri açısından gösterilen korelasyona benzer olmasıdır: özellikler BIRLİKTE UYUM YAPMIŞ durumdadırlar ve böylece uyumsal bir korelasyon sergilerler.

Jefrey ve Conner (2002), yabani turpta (*Raphanus raphanistrum*) altı çiçek özelliği arasındaki fenotipik ve genetik korelasyonları hesaplamışlardır. Bu hesaplamalar hem doğadan örneklenen bitkilerin yavrudölü için hem de dokuz kuşak boyunca serada üretilen bir bitki örneği için yapılmıştır. Doğada seçilim korelasyonu altında olan stamen ve korola tüp uzunluklarının gözlenen en güçlü korelasyonlardan olduğu saptanmıştır (Şekil 13.16). Bu durumda genetik korelasyonlara olasılıkla pleiotropi neden olmaktadır çünkü dokuz kuşaklık yeniden birleşimlerin ardından bu korelasyonların bozulmadığı görülmüştür.

Genetik korelasyonun evrimi etkileme biçimi

Özellikler arasındaki genetik korelasyonlar onların birlikte uyum içinde evrimleşmelerine neden olabilmektedir. Koşullara bağlı olarak genetik korelasyonlar uyumsal evrime neden olur ya da yavaşlatabilirler de. Bazı sıradışı durumlarda, uyarlanmayı ciddi biçimde kısıtlayabilir de.

Eğer iki özellik, z_1 ve z_2, genetik korelasyon içinde ise, z_1'in evrimleşme hızı ve yönü hem doğrudan seçilime (yani z_1'in kendi üzerine etkiyen seçilime) hem de z_2 üzerine etkiyen seçilime bağlı olacaktır. Eğer z_2 üzerine olan seçilim z_1 üzerine olandan çok daha güçlüyse, z_1'in değişimi çoğu kez z_2 ile olan korelasyondan kaynaklanacaktır ve böyle bir durumda değişim uyarlanma ile sonuçlanan bir yönde iler-



Şekil 13.17 Jartiyer yılanlarında beslenme yanıtları arasındaki genetik bir korelasyonun yol açacağı olası evrimsel durumlar. (A) Pamuk çubuk uzatıldığında, olası avının kokusunu arayan yeni doğmuş bir jartiyer yılanı. Yılanlar, dillerini daha sıkça çıkarıp dokundurarak sevdikleri av tipine daha yüksek yanıt vermiş olurlar. (B) Sümüklü böceklere verilen yanıt (z_1) ile sülüklere verilen yanıt (z_2) arasındaki pozitif genetik korelasyon (r_C). Küçük noktalardan oluşan "bulut" bireysel genotipleri temsil etmektedir; büyük nokta her iki özellik için olan toplum ortalamasıdır. (C, D) Sülüklerin ve sümüklüböceklerin birlikte bulunduğu bir yılan toplumundaki olası uyum topografyası. Sülüklere ve sümüklü böcekelere verilen çeşitli yanıtlar için çizilen hatlarla gösterilen ortalama uyum değeri sümüklü böcekleri kabul eden ancak sülüklerden sakınan toplumlar için en yüksek değerdedir (*). Eğer özellikler arasında genetik korelasyon olmasaydı, doğrudan optiumum değerlere evrimleşirlerdi (*). Genetik korelasyondan dolayı, bu iki özelliğin birlikte evrimi eğri bir yol izler ve özelliklerden bir tanesinde uyumsuzluğa yol açabilir (Fotoğrafın kullanım hakkı S. J. Arnold'undur).

lemeyebilir. Örneğin, Arnold (1981) yeni doğan jartiyer yılanlarının sümüklüböcek (z_1) ve sülüklere (z_2) olan besinsel yönelimleri arasındaki genetik korelasyonu 0.89 olarak hesaplamıştır (Şekil 13.17). Çevrede hem sümüklüböcekler hem de sülükler bulunduğunda, sümüklüböcekle beslenmeyi avantajlı kılan yönlü bir seçilim olabilmekte (z_1 artışı) fakat sülükle beslenmeye karşı daha güçlü bir seçilim (z_2 azalışı) meydana gelmektedir. Bunun nedeni, bir sülüğün yutulduktan sonra sindirim sistemini ısırarak yılanı öldürebilmesidir. Sülüklerden uyumsal olarak sakınma evrimleşirse (z_2 azalması), kötü-uyumsal bir sümüklüböcek sakınımı (z_1 azalması) da, en azından bir süreliğine, bir korelasyon etkisi olarak evrimleşebilmektedir (Şekil 13.17C). (hem sülükler hem de sümüklüböceklerden sakınma evrimleştiğinde toplumun varlığını koruyabilmesi için başka besin çeşitlerinin de bulunduğunu varsayıyoruz). Özetle, sülükler ortamda ender bulunuyor ve en yaygın besin çeşidini sümüklüböcekler oluşturuyorsa, sümüklüböceklerle beslenme yönünde güçlü bir seçilim olacak, toplum sümüklüböcekle beslenme alışkanlığını evrimleştirecek ve aynı zamanda, kötü-uyumsal bir alışkanlık olan zaman zaman sülük yeme alışkanlığı da evrimleşebilecektir (Şekil 13.17D). Daha güçlü biçimde seçilen özellik optimum değerine ulaştıktan (örn. z_2, sülüklerden güçlü biçimde sakınış, Şekil 13.17C) sonra, zayıf biçimde seçilen özellik kendi optimumuna doğru (z_1, besin tercihinin sümüklüböcek olması) evrimleşebilir. Bu değişim çoğunlukla, yalnızca z_1'i etkileyen genlerden kaynaklanmaktadır.

Yukarıdan anlaşılacağı gibi, özelliklerin genetik korelasyonu ile bu özelliklere etkiyen yönlü seçilim arasında bir çatışma olabilir. Bu tür çatışma olduğunda, iki özelliğin optimum durumlarına evrimleşmesi yavaştır ve hatta bu iki özellik geçici olarak uyumsuz bir yöne doğru da evrimleşebilir (Galápagos ispinozu *Geospiza fortis*' te daha derin bir gaga için olan seçilimin, kısa gaga seçilim tarafından avantajlı kılınmasına karşın, ortalama gaga uzunluğunu artırdığını görmüştük). Bazı durumlarda bir genetik korelasyon öylesine güçlü olabilir ki özelliklerden biri ya da her ikisi optimumlarına ulaşmaz. Örneğin, bir organizmanın ürettiği yumurtaların (ya da tohumların) büyüklüğü ile sayısı arasında kaçınılmaz bir değiş-tokuş (trade-off) vardır ve bunun nedeni çoğalmaya ayrılan kaynakların sınırlı olmasıdır. Bu değiş-tokuş negatif bir genetik korelasyon yaratır: bazı genotipler daha çok sayıda ama daha küçük yumurta oluşturur, kimisi ise daha az sayıda ancak daha büyük yumurta oluşturur (bkz. Bölüm 17). Doğal seçilim hem daha çok sayıda hem

de daha büyük yumurtalar oluşturulmasını avantajlı kılabilmesine karşın, her iki türden artışın gerçekleşmesi son derece sınırlıdır. Böylece genetik korelasyonlar-ki bazı durumlarda bu değiş-tokuşlardan kaynaklanırlar-bazen evrimleşmeyi sınırlayan genetik kısıtlayıcılar olarak davranırlar. Bir genetik korelasyonun uzun dönemli bir kısıtlayıcı olup olmayacağı bazı etkenlere bağlıdır ki bunlardan biri genetik korelasyonun ne kadar kolay biçimde değişime uğrayacağıdır.

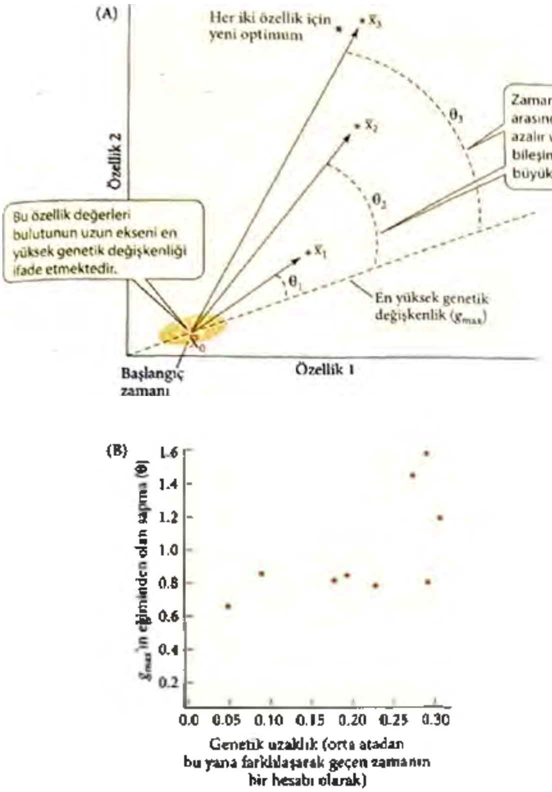
Bazı durumlarda ise genetik korelasyonlar kısıtlayıcı olma yerine uyumsal evrimi hızlandırırlar (Wagner 1988). Aynı gelişimsel kontrole maruz kalan özellikler açısından olduğu gibi, genetik açıdan korelasyon içinde bulunan çoklu sayıda özellik bütünleşmiş bir birlik halinde evrimleşebilirler. Bu, eğer özellikler işlevsel olarak birbiriyle ilişkiliyseler özellikle geçerli bir durumdur. Örneğin, bir hayvanın doğru düzgün işlemesi için her organın büyüklüğünün (örn. akciğerler, gut, kemikler) genel vücut büyüklüğüne uygun olması gerekir. Çeşitli organların büyüklüklerinin birbirine bağımlı biçimde artması ya da azalması yerine her organ bağımsız bir genetik değişim geçirecek olsaydı, seçilime yanıt verilerek gerçekleşen vücut büyüklüğü evrimi çok daha yavaş ilerlerdi. Gerçekte, gelişim sırasında organlar birbirlerine uyumla büyürler ve vücut büyüklüğünü değiştiren alellerin pek çok vücut parçası üzerine korelasyonlu etkileri vardır (bkz. Bölüm 3'teki allometri konusu).

Genetik Uzun-Dönemli Evrimi Kestirebilir mi?

Doğal toplumlarda seçilime verilen yanıt tek tek özelliklerde ya da özellik birliklerinde bulunan genetik çeşitlilikle sınırlanmamış olsaydı, uyumsal evrimin yönü ve hızını yalnızca doğal seçilimin gücü ve hızı belirleyebilirdi. Bununla birlikte, bazı durumlarda, evrimin "en az direnç gösteren genetik yollar" boyunca ilerleyebileceğini düşünmemizi gerektiren nedenler vardır (Stebbins 1974; Schluter 1996). Bazı özellikler çok düşük genetik değişkenliğe sahip olabilir ve bu nedenle evrimin yönünü kısıtlayabilir ya da en azından sadece belirli bir duruma özgü hale getirebilir. Örneğin, konak özgüllüğü olan otobur böceklerin kendileri için yeni olan normalde yemedikleri bitkilere ne oranda eğilim gösterdikleri araştırıldığında, genetik çeşitliliğin yalnızca belirli bitkilere olan beslenme yanıtı için bulunduğu saptanmıştır; bu bitkiler ise, özellikle, böceklerin normal konak bitkilerine en yakın akraba olanlardır. Bu örüntü, bu böceklerin uzak akraba olan bitkiler yerine yakın akraba olan bitkilere daha kolay biçimde uyarlandığına işaret etmektedir. Bu böceklerin ve diğer pek çok böcek grubunun evrimleşmesinde gerçekleşen şey tam olarak ta budur (Futuyma vd. 1995).

Eğer iki özellik genetik korelasyon içindeyse, özelliklerin bireysel değerleri ile çizilen bir grafiğin oluşturduğu elipsin uzun ekseni boyunca en yüksek genetik değişkenlik yer alır (Şekil 13.18A). Dolph Schluter (2000) bu ekseni "en yüksek genetik değişkenlik" (g_{max}) olarak adlandırmıştır ve uyumsal evrimin, yönlü seçilim altındaki özelliklerdeki genetik korelasyonun yaratacağı kısıtlayıcı etki nedeniyle en azından kısa vadede, bu eksen boyunca en yüksek düzeyine ulaşacağını söylemiştir. Zaman geçtikçe, bununla birlikte, aralarındaki korelasyonun tam olmadığı özellikler eninde sonunda optimum değerlerine evrimleşeceği için (daha önce anlatıldığı gibi), g_{max}'ın etkisi zayıflayacaktır. Schluter bir türün yakın akraba bir diğer türden farklılaşma yönünü sırtdikenli balıkları serçeler ve diğer omurgalılarda çeşitli uyumsal morfolojik özellikleri kullanarak saptamıştır ve bu değeri özellikler arasındaki genetik korelasyon ile kestirilen evrimleşme yönü olan g_{max} ile karşılaştırmıştır (Şekil 13.18B). Öngörüldüğü gibi, bu iki yön arasındaki farklılık karşılaştırılan türler birbirinden kısa süre önce ayrılmışlarsa daha az, ortak atadan bu yana uzun zaman geçmişse daha fazla olmaktadır. Gerçek ve genetik olarak kestirilen yönlerdeki bu ilk evrimleşme dönemine ilişkin yakın uyuşma, genetik değişkenlik ve korelasyon örüntüsünün uzun zaman sürelerince devam ettiğini ve evrimleşmenin yönünü etkileyebildiğini göstermektedir. Schluter bu etkinin 4 milyon yıl kadar devam edebildiğini hesaplamıştır.

Schluter'in tanımladığı örüntü özellikler arasındaki genetik korelasyonların uzun bir süre boyunca devam edebildiğine işaret etmektedir. Bu durumun genel açıdan geçerli olup olmadığı fenotipik evrimin en önemli, en az anlaşılmış yanlarından biridir. Bazı araştırıcılar kimi özellikler arasındaki genetik korelasyonların bir türün coğrafi toplumlarında ya da yakın akraba türlerde birbirine benzediğini bulmuşlardır; ancak genetik korelasyonların gücünün hızlı biçimde evrimleşebildiğine işaret eden, düşük benzerliklerin bulunduğu çalışmalar da vardır (Steppan vd. 2002).



Şekil 13.18 Düşük dirençli genetik hatlar boyunca evrimleşme. (A) Genetik olarak korelasyon içinde olan özellik 1 ile 2 'ye ait değerlerin dağılımı elips ile gösterilmektedir. En yüksek genetik değişkenlik (g_{max}), özellik değeri birleşimleri için ortaya çıkar ve elipsin uzun ekseni boyunca gösterilmektedir. Eğer atasal toplum ortalaması $\bar{x}_0$ noktasındaysa ve yönlü seçilimle yeni bir optimuma doğru ilerlerse (*), genetik korelasyon ilk önce $\bar{x}_1$ 'e doğru evrimleşmeyi sağlayacaktır. Evrimin yönü (ok), g_{max}'dan θ_1 açısıyla sapar. Zamanla, genetik korelasyonun etkisi azalacak ve böylece, $\bar{x}_0$ ve $\bar{x}_2$ arasındaki hat g_{max}'dan daha da sapma gösterecektir (θ_2 açısı). Sapma daha sonra, toplum her iki özellik açısından optimuma yaklaştığında, daha da büyük olur (θ_3). (B) Bazı uyumsal özellikler (örneğin gaga boyutları) arasındaki genetik korelasyonlar ötücü serçeler için hesaplanmış ve g_{max} değerini belirlemek için kullanılmıştır. Noktalar-ötücü serçe ve diğer dokuz serçe türü açısından-g_{max} ile özelliklerdeki farklılıklar arasındaki sapmayı (A bölümündeki θ) göstermektedir. Bu sapma, bu türler ve ötücü serçe arasındaki moleküler genetik uzaklık bağlamında ele alınmaktadır. Yakın akraba türlerin (aralarında düşük genetik uzaklık olanlar) g_{max}'dan düşük sapma göstermesi, ötücü serçedeki g_{max}'ın evrimleşmenin başlangıç yönünü oldukça iyi tahmin edebildiğine işaret etmektedir. Genetik korelasyon kuramına göre, daha uzak akraba olan türlerin özelliklerinin g_{max}'tan daha yüksek sapma göstermesi beklenir. Burada verilerde gözlenen de tam olarak budur (Schluter 1996'dan).

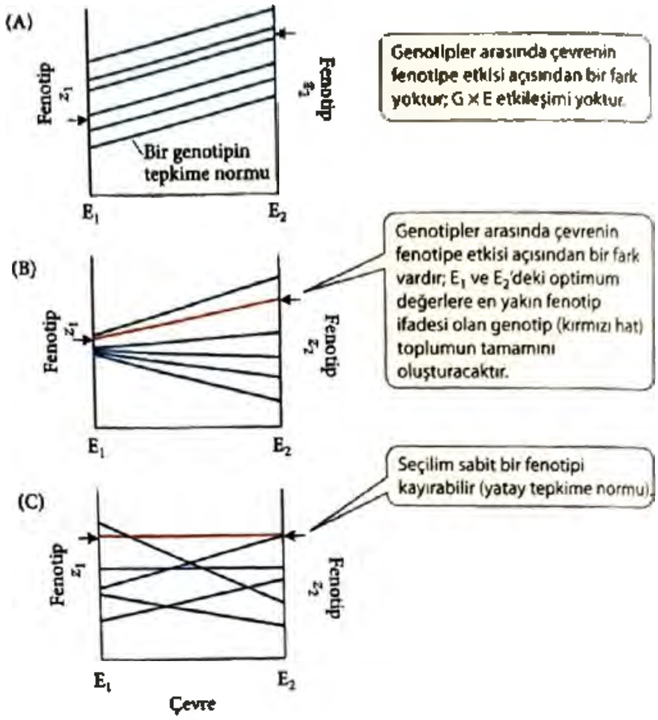
Tepkime Normları

Genotipik farklılıkların fenotipik farklılıklara dönüşmesi gelişimsel süreçlere bağımlıdır. Bazı durumlarda, bu süreçler genetik farklılıkların düşük ölçüde fenotipik farklılığa dönüşmesine neden olabilirler; kimi durumlarda ise tek bir genotip, çevresel uyaranlara yanıt olarak, birbirinden son derece farklı fenotipler meydana getirebilir. Bir genotipin **tepkime normu**, onun farklı çevrelerde ifade ettiği fenotiplerdir (Şekil 13.19; ayrıca bkz. Şekil 9.18). Tepkime normu genotipin, söz konusu iki ya da daha fazla çevrenin her birindeki fenotipik değerinin grafiğe geçirilmesiyle gözlenebilmektedir.

Bir toplumda çevresel farklılıkların fenotip üzerine olan etkisi bir genotipten diğerine değişiyorsa, genotiplerin tepkime normları birbirilerine paralel olmaz ve fenotip değişkesi **genotip x çevre** (G × E) **etkileşiminden** kaynaklanan bir değişke bileşeni ($V_{G\times E}$) içerir (Şekil 13.19B,C). Eğer tüm genotiplerin tepkime normları birbirine paralel ise (Şekil 13.19A), G × E etkileşimi olmadığı ($V_{G\times E}$=0) anlamına gelir.

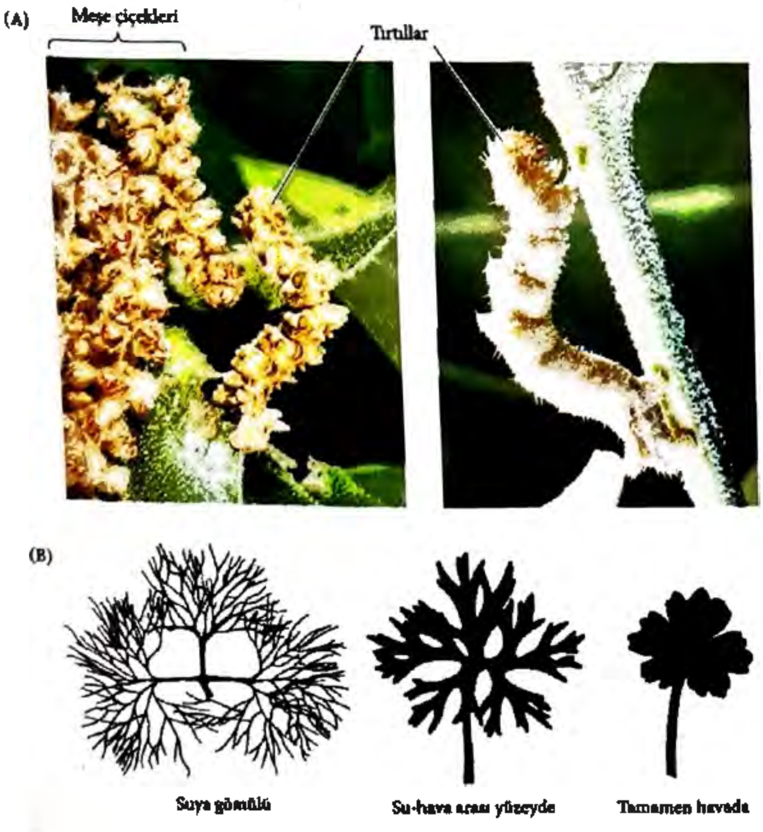
Fenotipik esneklik

Pek çok türde, uyumsal fenotipik esneklik evrimleşmiştir: yani, bir genotip farklı çevresel koşullara uygun farklı fenotipleri meydana getirebilme yetisini gösterir (West-Eberhard 2003). Böyle farklılıkların pek çoğu " gelişimsel yön-değişimi" ile meydana getirilir ve organizmanın yaşamı boyunca geriye döndürülemez (Şekil



Şekil 13.19 Genotip × çevre etkileşimi ve tepkime normlarının evrimi. Her bir hat, bir genotipin reaksiyon normunu-genotipin E_1 ve E_2 çevrelerindeki fenotip ifadesini-temsil etmektedir. İfade edilen özellik durumları z_1 ve z_2 olarak gösterilmektedir. Oklar her bir çevredeki uyumsal optimum fenotiplere işaret etmektedir. (A) Genotipler arasında çevrenin fenotipe etkisi açısından bir fark yoktur; G × E etkileşimi yoktur. Optimal tepkime normu, bu durumdayken, evrimleşmeyecektir çünkü genotiplerin hiç biri oklar ile örtüşmemektedir. (B) Genotipler arasında çevrenin fenotipe etkisi açısından bir fark vardır; G × E etkileşimi vardır. E_1 ve E_2'deki optimum değerlere en yakın tepkime normu olan genotip (kırmızı hat) toplumun tamamını oluşturacaktır. Her çevrede fenotipi optimuma daha da yaklaştıran yeni mutasyonlar daha sonrasında toplumun tamamını oluştururlar. (C) Seçilimin, çevreden bağımsız biçimde, sabit bir fenotipi gözetmesi mümkündür. Yatay bir reaksiyon normu olan (kırmızı hat) bir genotip en uygun olan olabilir.

13.20A). Örneğin, bazı yarı-sucul bitkilerde yaprağın biçimi onun suyun altında mı yoksa üstünde mi geliştiğine bağımlıdır (Şekil 13.20B). Bu türden uyumsal fenotipik esneklik, organizmanın sıkça karşılaştığı çeşitli çevreler açısından hemen hemen en optimal fenotipi oluşturan tepkime normlarına sahip genotiplerin doğal seçilimi ile evrimleşmiştir (Schlichting ve Pigliucci 1998).



Şekil 13.20 Fenotipik esneklik örnekleri. (A) Geometrid bir güve olan *Nemoria arizonaria*'nın yumurtadan baharda çıkan larvaları (sol da gösteriliyor) beslendikleri meşe ağacı çiçeklerine benzerler. Yazın yumurtadan çıkanlar ise (sağda gösteriliyor) meşe yapraklarıyla beslenirler ve dal parçasına benzerler. (B) Su kargası bacağı bitkisi *Ranunculus aquatilis*'in yaprak biçimi gelişim sırasında yaprağın su altında, tamamen havada ya da su ile hava arasındaki yüzeyde bulunup bulunmadığına göre değişir. (A, fotoğrafların kullanım hakkı Erick Greene'ye aittir; B, Cook 1968'den).

Kanalizasyon

Bazı diğer durumlarda, en uyumsal tepkime normu sabit bir fenotip haline gelmiş olandır ve çevresel değişime karşı tamponlanmaktadır (Şekil 13.19C). Örneğin, büyüme hızını etkileyen besinsel ve sıcaklık değişkenliğine rağmen, bir hayvanın olgunlaşma ya da metamorfoz döneminde sabit bir vücut büyüklüğüne ulaşması onun yararına olabilir. Böylece, bu özelliğe etkili olan gelişimsel sistem, fenotip üzerindeki çevresel etkilere direnç gösterecek biçimde evrimleşebilir (Scharloo 1991). Gelişimsel biyoloji ve evrimsel biyolojiyi bir bütün olarak ele alan ilk biyologlardan biri olan Conrad Waddington bu olguya **kanalizasyon** adını vermiştir.

Waddington (1953) bazı garip deney sonuçlarını açıklamak için kanalizasyon kavramını kullanıyordu. *Drosophila*'nın kanadındaki bir çapraz-damar, sinek pupa iken sıcaklık şokuna sokulursa gelişememektedir. Waddington, sıcaklıklık şokuna yanıt olarak çapraz-damarsızlığı geliştiren sinekleri seçip üreterek, sıcağa tutulduğunda pek çok üyesinde çapraz-damar oluşu görülmeyen bir toplum meydana getirdi. Fakat daha fazla seçilim yapıldığında, toplumun önemli bir bölümünün sıcaklık şoku olmadan da çapraz-damarsızlık geliştirdiğini gözledi. Çapraz-damara sahip olmama durumunun kalıtsallığı da vardı. Başlangıçta çevreye yanıt olarak ortaya çıkan bir özellik durumu genetik olarak belirlenir hale gelmişti; Waddington bu olguya **genetik asimilasyon** adını verdi.

Bu sonuç geçersizleşmiş kazanılan özelliklerin kalıtımı kuramını akla getirmesine karşın, basit bir genetik açıklamaya sahiptir. Çevrenin (sıcaklık şoku) etkisine maruz kalma açısından sineğin genotipleri arasında farklılıklar vardır-bir başka deyişle, genotipler kanalizasyonun derecesi bakımından farklıdırlar, böylece bazıları sıradışı bir gelişimsel örüntüye daha az kolaylıkla yönelir. Bu örüntü için olan seçilim, gelişimin yeni üstün yöne kanalize olmasını sağlayan alelleri seçer. Böyle aleller biriktikçe, yeni fenotipi oluşturmak için daha az çevresel uyarana ihtiyaç duyulur. Genetik çeşitliliği olmayan kendileşmiş toplumlarda genetik asimilasyonun meydana gelmeyişi, bu açıklama biçimini desteklemektedir (Scharloo 1991).

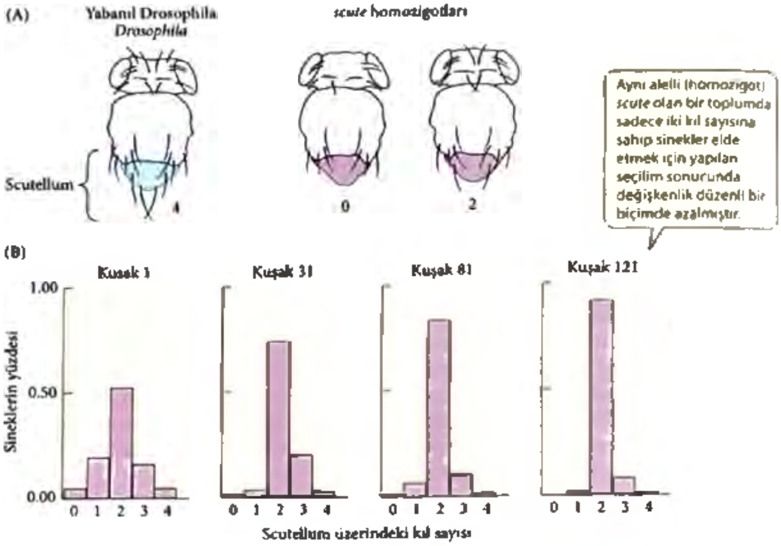
Değişebilirliğin evrimi

Çeşitlilik ya da değişkenlik terimi bir örneklem ya da türdeki var olan gerçek farklılıkları ifade etmesine karşın, DEĞİŞEBİLİRLİK, kelimenin tam anlamıyla, değişebilme yeteneği ya da potansiyeline işaret eder (Wagner vd. 1997). Örneğin böceklerde, bileşik gözlerin sayısı (birkaç türde böyle gözler hiç bulunmaz), her bir bileşik gözü oluşturan birimlerin (ommatidiya) sayısından daha az değişkenlik göstermektedir. Memelilerde, vücutlarının büyüklüğü ile beyin ve iç organları arasındaki korelasyondan dolayı, bazı tahmini değişkenlikler-örneğin, büyük vücutlu ve küçücük beyinli olma gibi—çok enderdir ya da hiç görülmez. Gelişimsel süreçler, böylece, değişken olabilme durumunu-yani genotip değişkenliğinin fenotipik değişkenlik olarak ifade edilebilme potansiyelini—etkilemektedir. Değişken olabilme tamamen gelişimin dokunulamaz "yasalar"ına mı bağlıdır, ya da doğal seçilimle mi evrimleşir? Bu soru hem bir özellikteki değişken olabilme açısından hem de özellikler arasındaki korelasyonlar açısından sorulabilir.

Bir özellikteki değişken olabilme durumu kanalizasyonun evrimleşmesinden etkilenir. Çevresel etkenler tarafından değiştirilmeye duyarsız olan bir özellik, ÇEVRESEL OLARAK KANALİZE OLMUŞ demektir. Bir özellik GENETİK açıdan da kanalize olabilir; yani, özelliğin mutasyonların etkisine yanıtı düşük olabilir. Böyle durumlarda, gelişimini etkileyen genlerde ciddi oranda değişkenlik söz konusu olsa bile fenotip değişmeden kalabilir.

Eşikli özellikler, örneğin, birbirinden net biçimde ayrılmış alternatif durumlar olarak ifade edilmekle birlikte, tek bir genle değil, çokgenli çeşitlilikle kontrol edilirler. Gelişim yeteri kadar büyük bir genetik ya da çevresel değişim tarafından zorlanmadıkça (belli bir eşik değerinin üzerine itilmedikçe) çokgenli çeşitlilik fenotipik olarak ifade edilmez. Örneğin, *Drosophila melanogaster* ve ona yakın türlerin doğal toplumlarında toraksın bir bölümü olan scutellum üzerinde yer alan kılların sayıları (dört tanedir) hemen hiç değişkenlik göstermez. Bununla birlikte, *scute* (*sc*) mutasyonu için homozigot olan bireylerde, diğer lokuslardaki çokgenli değişkenliğin ifadesinin sonucu olarak, kıl sayısı çeşitlilik sergiler (Şekil 13.21A). Bu mutasyon kanalizasyonu bozmaktadır. Bir başka deyişle, *scute* lokusundaki normal alelin kanalizasyon meydana getirici etkisi vardır. Nicel lokuslar üzerinde, onların fenotipik etkisini denetleyerek, *epistatik* etkide bulunmaktadır. James Ren-

Şekil 13.21 Yapay seçilimle oluşan kanalizasyon. (A) *Drosophila melanogaster*'in baş ve toraksının üst kısımları. Yabanıl sinekler toraksın arka bölümü olan scutellum'da dört kıla sahipken *scute* homozigotlarında bu sayı değişkendir (örn., sıfır ya da iki). (B) Homozigot *scute* olan bir toplumda sadece iki kıl sayısına sahip sinekler elde etmek için yapılan seçilim sonucunda değişkenlik düzenli bir biçimde azalmıştır; bu durum 1, 31, 81 ve 121 kuşaklık seçilim bakımlarından gösterilmektedir. (Rendel vd. 1966'nın verileri kullanılmıştır).



del vd. (1966) *scute* homozigotu olan ve bu nedenle kıl sayısı değişkenlik gösteren bir deneysel toplumu kullanıp, en az çeşitlilik gösteren aileleri (*yüksek tutarlılıkla* iki tane kıla sahip olanları) üreterek çeşitliliğe karşı bir seçilim oluşturdular. Yaklaşık olarak 30 kuşaklık seçilim dahilinde fenotipik değişkenliğin büyük oranda düşüş gösterdiğini buldular (Şekil 13.21B). Araştırıcılar, açıktır ki, gelişimi yeni bir yola kanalize eden genlerin seçilmesini sağlamışlardı.

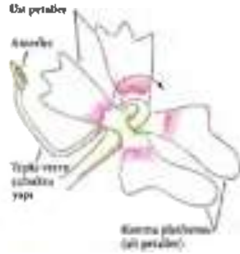
Doğal seçilim aynı sonucu verebilir mi? Wagner vd. (1997) ve Kawecki (2000) kanalizasyonun evrimleşmesini matematiksel açıdan irdelemişlerdir. Çalışmalarına göre, optimal bir fenotipten olan sapmalara karşı gerçekleşen uzun süreli bir denge kurucu seçilim olduğu sürece, çevresel kanalizasyon sağlayan alellerin sıklığı artacaktır. Bununla birlikte, genetik kanalizasyonun evrimleşmesi, oldukça sınırlı koşullar altında mümkün olabilecektir. Yönlü seçilimin yönü hızlı biçimde rasgele olarak değişiyorsa, fenotipin kanalizasyonu yararlı olabilir zira bu durum, bir kuşakta gerçekleşen ve birkaç kuşak sonra da uyumsuz sonuçları olabilen bir seçilime yanıt verilmesini engeleyecektir. Uzun süreli ve kararlı biçimde devam eden bir denge kurucu seçilim altında kanalizasyonun evrimleşmesi, yalnızca, seçilimin ne çok zayıf ne de çok güçlü olmadığı durumda mümkün olacaktır. Denge kurucu seçilim zayıfsa, mutasyonların fenotipik ifadesini engelleyen alelerin sağladığı seçilim yararı sıklıklarını artırmaya yetmeyecek ölçüde küçük olmaktadır. Denge kurucu seçilim güçlü ise, yeni mutasyonlar hızlı biçimde elenecek ve böylece optimum fenotipten sapma gösteren sadece birkaç bireyin varlığı söz konusu olacaktır. Bu da, mutasyonların fenotipik ifadesini engelleyen alellerin düşük bir oranda seçileceği anlamına gelmektedir.

Kanalizasyon kuramı-ileri yapılı taksonlarda görülen sinapomorflar gibi-bazı özelliklerin oldukça uzun dönemler boyunca neden değişmeden kaldığına açıklama getirebilir. Örneğin, bilinen en erken devon amfibileri sekiz ya da dokuz civarında sayıları değişen ayak parmaklarına sahiptiler (bkz. Bölüm 4). Bununla birlikte, kısa bir süre sonra, amfibiler beş parmaklı (pentadaktil) ayaklar üzerine "yerleştiler" ve o zamandan bu yana tetrapod omurgalıların hiç biri beş parmaktan fazlasına sahip olmadı. Görülüyor ki, ayakların beş parmaktan daha fazla parmağa sahip olamayacağı türünden sarsılmaz bir kural bulunmamaktaydı. Ancak, öyle gelişimsel süreçler evrildi ki ulaşılabilecek en yüksek parmak sayısı kısıtlanmış oldu. Bu filogenetik açıdan "korunmuş" özellikler sorununa Bölüm 21'de tekrar değineceğiz.

Morfolojik bütünlük (Olson ve Miller 1958) ya da genel ifadesiyle **fenotipik bütünlük** (Pigliucci ve Preston 2004) hipotezi, işlevsel açıdan ilişkili olan özelliklerin birbirileriyle genetik açıdan korelasyon içinde olacağını söyler; böylece, tür içinde değişkenlik gösterirken ve evrimleşirken dahi, özellikler birbirileriyle ilişkili kalacaktır. Günter Wagner ve Lee Altenberg (1996) uzun süre devam eden yönlü seçilimin, işlevsel açıdan ilişkili özellikler arasındaki—özellikler için optimum değere doğru ilerleyen-bir pleiotropik bir korelasyonu teşvik eden değiştirici alelleri

gözettiğini, teorik olarak göstermişlerdir (Şekil 13.18A'da yıldız ile gösteriliyor). Örneğin, bir kuşun alt ve üst mandibüllerinin aynı uzunlukta olmasının işlevsel bir önemi olsaydı, daha uzun gagalı olma yönündeki bir seçilim iki mandibülün gelişiminin birbirileriyle ilişik olmasını sağlayacak seçilimi de içerecekti ve böylece, iki özellik arasında pleiotropik bir korelasyon yaratılacaktı.

Bu hipotez ilişkin kanıtın çoğu çeşitli çiçek bölümleri arasındaki korelasyonları konu alan çalışmalardan elde edilmektedir. Bunun nedeni, çiçek yapısı ile polen taşıyan bir hayvanın büyüklüğü ve aldığı konum arasındaki uyuşmanın bitkilerin üreme başarısını etkilediğinin düşünülmesidir (Armbruster vd. 2000, 2004). Genetik korelasyona göre fenotipik korelasyonlar hakkında daha fazla bilgi vardır, ancak çiçek yapısı açısından bu iki korelasyon arasındaki güçlü bir uyuşma gözlenir. Bazı durumlarda, fenotipik bütünlük hipotezi destek buluyor gözükmektedir. Örneğin, Avustralya'nın hayranlık verici tetikli-bitkilerinin (*Stydilium*) eşeysel yapıları bir çubuğumsu yapı oluşturur ve bu yapı, böcek alttaki petallerin oluşturduğu platforma uygun biçimde konduğunda ve platformdaki hassas bir noktaya dokunduğunda böceğin sırtına vuruverir (Şekil 13.22). Çubuksu yapının uzunluğu ile konma platformu uzunluğu arasındaki fenotipik korelasyon çok yüksektir (örneğin çalışılan bir toplumda 0.81 olarak bulunmuştur). Genel olarak, çiçek yapılarının kendi aralarındaki korelasyon vejetatif yapıların kendi aralarındaki korelasyondan daha yüksektir. Bununla birlikte, bir bütün olarak bakılırsa, genetik korelasyonların uygun işlev için olan seçilimi yansıttıkları, türün özel ekolojik koşuluna bir uyarlanma yapacak ya da yapamayacak nitelikteki gelişimsel yollarla ilgili olmadıkları yönündeki kanıtlar sağlam değildir (Armbruster vd. 1999; Herrera vd. 2002). Uyarlanma niteliğindeki fenotipik bütünlüğün ne kadar yaygın olduğu ise görülmeyi bekleyen bir konudur.



Şekil 13.22 Tetik bitkisi *Stylidium bicolor*'un çiçeği. Çubuksu yapı birleşik stamenlerden ve pistilden oluşur. Böcekler alttaki petallerin oluşturduğu platforma konduğunda ve çubuksu yapının tabanına dokunduğunda, çubuksu yapı ileri doğru fırlar. Bu nedenle, polenin böceğe tam olarak yerleşmesi (ve diğer çiçeklerden polenin alınması) çubuksu yapının ve konma platformunun boyutlarına bağımlıdır. Bu özellikler arasındaki fenotipik korelasyon oldukça yüksektir (0.81). (Armbruster vd. 2004'den).

Özet

1. Bir fenotipik özellikteki değişke (varyans) (V_P), genetik değişke (V_G) ve çevreden kaynaklanan değişkeyi (V_E) içerir. Genetik değişke hem alellerin birikimsel etkilerinden kaynaklanan birikimsel genetik değişkeyi (V_A) hem de dominans ve epistasiden kaynaklanan birikimsel-olmayan değişkeyi içerebilir. Yalnızca birikimsel genetik değişke ebeveynler ile yavru döl arasında bir korelasyon yaratabilir (birikimsel genetik değişkenin varlığı bu korelasyon ile ölçülebilir). Bir başka deyişle, seçilime yanıtı yalnızca V_A sağlar.
2. Bir özelliğin kalıtsallığı (h^2_N), V_A/V_P oranı ile tanımlanır. Kalıtsallık sabit değildir; alel sıklıklarına ve çevresel değişkenliğin oluşturduğu fenotipik değişkenliğin miktarına bağımlıdır. Bir özellik üzerine etkiyen seçilimin kısa-vadeli etkisi (seçilime verilen "yanıt") kalıtsallık ve seçilimin gücü kullanılarak tahmin edilebilir.
3. Özelliklerin, hepsi olmasa da çoğu, doğal toplumlarda önemli oranda genetik değişke sergilerler ve bu nedenle, seçilim baskıları değiştiğinde hızlı biçimde evrimleşebilirler. Bir yüzyılda ya da daha az sürede meydana gelen hızlı evrimleşmeye ilişkin pek çok örnek vardır.
4. Nicel özellik lokusları (QTL) moleküler ya da diğer nitelikteki belirteçler kullanılarak haritalanabilmektedirler. Pek çok özellikte gözlenen çeşitlilik bir kaç ya da pek çok lokustaki çeşitlilikten köken alır; bu lokuslarının kiminin etkisi büyük kiminin etkisi ise küçük olur. Belirli bazı özellikler açısından ilgili genlerin bazıları tanımlanmıştır ve işlevleri bilinmektedir.
5. Lokuslar arasındaki bağlantı dengesizliği bir özelliğin değişkesini etkileyebilir. Bağlantı dengesizliğinin düzeyi yeniden birleşim ile düşer.
6. Yapay seçilim deneyleri özelliklerin, sıklıkla, başlangıçtaki değişkenlik düzeyinin çok ötesine evrimleşebileceğini göstermiştir. Seçilime verilen yanıt hem başlangıç toplumundaki genetik değişkenliğe hem de deneyler sırasında oluşan yeni mutasyonlara bağımlıdır.
7. Denge kurucu seçilim doğal toplumlarda yaygındır; bunun nedeni, özelliğin hemen hemen optimum değerine ulaşmış olması ya da karşıt seçilim baskılarının veya negatif pleiotropik etkilerin daha fazla değişime izin vermemesidir. Çeşitlendirici seçilim de yaygın olarak meydana geliyor gözükmektedir.
8. Doğal toplumlarda genetik değişkenliğin yüksek düzeylerde olmasının (yüksek V_A ve h^2_N) nedenleri bilinmemektedir. Ancak, seçilim ve genetik sürüklenme dolayısıyla olan azalma mutasyonlar ile dengelenebiliyor gözükmektedir.
9. Bağlantı dengesizliği ve özellikle pleiotropi özellikler arasında genetik korelasyonlar yaratmakta ve bunlar, çevresel etkenler tarafından yaratılan korelasyonlarla birlikte,

fenotipik korelasyonların oluşmasına yol açmaktadır. Bir özelliğin evrimi, hem o özelliğe etkiyen seçilim hem de o özelliğin genetik korelasyon içinde olduğu diğer özellikler üzerine etkiyen seçilim tarafından belirlenir. Bir genetik korelasyonun etkisi hem onun gücüne hem de kalıcılığına bağımlıdır. Genetik korelasyonlar uyarlanma hızını artırabilir (işlevsel açıdan birbirine bağımlı özellikler uyarlanımsal korelasyon gösteriyorsalar), bir özelliğin uyumsuz bir yönde evrimleşmesine neden olabilir. (korelasyon içindeki bir özelliğe etkiyen seçilim yeteri kadar güçlü ise), ya da özelliklerin optimal durumlarına doğru olan evrimleşme hızını düşürebilir. İşlevsel bütünlük içinde olan özelikler arasındaki genetik korelasyonların özellikle güçlü olup olmadığı (fenotipik bütünlük hipotezi) belirsizdir.

10. Genotipler arasında, bir bireyin içinde geliştiği çevrenin fenotipi değiştirmesi açısından değişkenlik söz konusu olduğunda, tepkime normu—fenotipin farklı çevresel koşullardaki ifadesi—evrimleşmiş bir olgu olarak karşımıza çıkar. Bazı özellikler fenotipik esneklik gösterirken, diğer bazı durumlarda seçilim çevresel farklılıklar olmasına karşın kararlı bir fenotipin ortaya çıkmasını sağlar.
11. Gelişimde çevresel ya da genetik değişkenlik sonucu ortaya çıkabilecek değişimin tamponlanmasına kanalizasyon denir. Eşikli özellikler kanalize edilmiş özelliklerdendir: eşikli özelliklerdeki çok-genli değişkenlik, ağır bir mutasyon ya da çevresel bozunum kanalizasyonu çökertmediği sürece, fenotipik olarak ifade edilmez. Kanalizasyon bazı koşullar altında evrimleşebilir. Kanalizasyonun evrimleşmesi, bazı özelliklerin evrimleşmeye yol açabilecek uzun dönemler boyunca neden sabit kaldıklarına açıklama getirebilir.

Terimler ve Kavramlar

bağlantılı seçilim
birikimsel genetik varyans
budanmış (truncated) seçilim
çevresel değişke (varyans)
çevresel korelasyon
değiş-tokuş (trade-off)
eşikli özellik
fenotipik bütünlük
fenotipik esneklik
fenotipik korelasyon
fenotipik varyans
genetik değişke (varyans)
genetik korelasyon
genetik özümleme
genotip × çevre etkileşimi
gerçekleşmiş kalıtsallık
kalıtsallık
kanalizasyon
nicel genetik
QTL haritalaması
seçilim dereceli değişimi (gradyeni)
seçilim diferansiyeli
seçilim platosu
seçilim yoğunluğu
seçilime verilen yanıt
tepkime normu

İleri Okuma Önerileri

Introduction to Quantitative Genetics (dördüncü baskı, Longman Group Ltd., Harlow, U. K., 1996). D. S. Falconer ve T. F. C. Mackay tarafından yazılan bu kitap konu üzerine yazılmış yalın ve çok okunan eserlerden biridir. D. A. Roff'un *Evolutionary quantitative Genetics* (Chapman ve Hall, New York, 1997) adlı eseri nicel özelliklerin evrimini kapsamlı biçimde ele alır. İleri düzeyli bir eser ise, M. Lynch ve J. B. Walsh tarafından yazılan *Genetics and Ananlysis of Quantitative Traits* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998) adlı kitaptır.

T.F.C. Mackay'ın "The genetic architecture of quantitative traits" (2001, *Annual Review of Genetics* 35: 303-339) adlı makalesi yakın dönemdeki araştırmaların gözden geçirildiği önemli bir yayın olarak verilebilir. Fenotipik esneklik, kanalizasyon ve ilgili konuların ele alındığı bir kitap olarak, C. D. Schlicting ve M. Pigliucci tarafından yazılan *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1998) adlı eser örnek verilebilir.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Aşağıda verilen fenotipik değişke (V_P), birikimsel genetik değişke (V_A), çevresel değişke (V_E) ve seçilim diferansiyeli (S) değerleri kullanıldığında, vücut büyüklüğü artışı yönünde gerçekleştirilen yapay seçilim altında, bir kuşak sonraki seçilim yanıtı (R) ne olacaktır? (*a*) V_P= 2.0 gram², V_A= 1.25 g², V_E= 0.75 g², S=1.33 g; (*b*) V_P= 2.0 g², V_A= 0.95 g², V_E= 1.05 g², S= 1.33 g; (*c*) V_P= 2.0 g², V_A= 1.25 g², V_E= 0.75 g², S= 2.67 g. (*a* şıkkı için

yanıt: ortalama ağırlık 0.83 g civarında artacaktır). Parametreler sonraki seçilim kuşakları boyunca sabit kaldığında ve başlangıç ortalama ağırlığı 10 gram olduğunda, iki kuşaklık seçilim sonrasında beklenen ağırlık her bir durumda ne olacaktır?

2. Toplumlardaki genetik değişkenliğin çoğu yeni mutasyonların ortaya çıkışı ile onların seçilimle elenmesi arasındaki bir denge ile sağlanıyor olsaydı, mutasyonların çoğu, çevre değişebilip onları gözetecek duruma gelmeden ortadan kalkardı. Pek çok mutasyonun "elenmeden kalış zamanı" yeteri oranda kısa olsaydı, toplumları ya da türleri birbirinden ayıran aleller toplumlar içindeki çeşitlilikten beklenen aleller olmayacaktı (Houle vd. 1996). Toplumlar arasında nicel özelliklerin ortalamaları açısından farklılık yaratan alellerin aynı zamanda toplum içinde de polimorfizm gösterip göstermedikleri nasıl anlaşılabilir?
3. Bir özelliğin iki eşeydeki ifadeleri arasındaki genetik korelasyonun uyarlanımsal olmadığı açık olan özelliklerden sorumlu olduğu ileri sürülmüştür. Buna örnek olarak, erkekte meme ucu varlığı, erkek kuşlarda gösterim ve kur amacıyla bulunan parlak renklerin dişi kuşlarda sönük ve monoton olması verilebilir (Lande 1980). Bu hipotezi sınama yolu öneriniz. Kendileri uyarlanımsal nitelikte olmak yerine, uyarlanımsal özelliklerle genetik korelasyonda oldukları için evrimleşmiş olan başka hangi özellikler vardır?
4. Genetik değişkenlik ve genetik korelasyonların az oluşunun evrimin hızı ve yönünü genellikle kısıtlamadığı şeklindeki öneriyi tartışınız.
5. Daha yüksek bir taksondaki türü tipik olarak temsil eden ve dal (klad) için de önemli olabilen sinapomorfik bir özelliği düşünün (Örneğin, petal sayısı pek çok bitki ailesi ve cinsleri için böyle bir özelliktir). Böylesi bir özellik devamlılığının içsel, değişmez gelişimsel "kurallar"a mı yoksa kanalizasyon için olan bir seçilim tarihine mi işaret ettiğini nasıl anlayabilirsiniz?
6. Geleneksel nicel genetik ne kadar oldukları ve işlevlerinin ne oldukları bilinmeyen çok sayıdaki gene ilişkin bir teoriye dayanır. "Aday lokuslar" yaklaşımı kullanılarak bu lokuslardan bazılarının DNA dizisi ve işlevi şu an çıkarılmaktadır. Bu durum, fenotipik özellikleri evrimini anlamak açısından, hangi bakımlardan önemlidir?

Çatışma ve İşbirliği 14

Darwin, doğal seçilim fikrini ilk defa Thomas Malthus'un nüfus artışının eninde sonunda besin ve diğer kaynaklar için çekişmeye yol açacağını okuduğu zaman geliştirdi. Malthus'un *Essay on Population* ("Nüfus Üzerine Bir Deneme") adlı eseri, Darwin'in tüm canlı türlerinde doğanların sadece belli bir oranının üreyecek çağa kadar yaşadığını ve yaşayabilenlerin kısıtlı kaynaklardan yararlanmada en iyi donanımlı bireyler olduğunu anlamasına yol açtı. Böylece daha en başından çatışma doğal seçilim kavramının bir parçası oldu. Ancak Darwin kısa sürede, doğal seçilimin tümüyle bir türe ait bireylerin açık mücadelesinin bir sonucu olmadığını farketti. Doğada işbirliği de görüyoruz: Bir bireyin hücre ve organları arasında, eşeysel üremede eşler arasında, toplu yaşayan hayvan türlerinin farklı bireyleri arasında, hatta bazı karşılıklı olarak yardımlaşan tür çiftleri arasında. Yine de çatışma öylesine yaygın, hatta kaçınılmazdır ki, evrim kuramının işbirliğini nasıl açıklayabileceği sorusu Darwin'den bu yana evrim biyologlarını meşgul etmiştir.



İşbirliği ve karşıtlık. Birlikte bir koloni kuran dişi eşekarıları (*Polistes gallica*) arasında, sadece birisi ana olur ve diğerlerinin üremesini engeller. Ana arının kısır kızları (işçiler) kardeşlerini yetiştirirler.

Göreceğimiz gibi, aynı türden bireyler besin ve mekandan daha fazlası için de savaşım verirler ve bireyler, hatta eşler veya ana-babalarla yavruları arasındaki sosyal etkileşimler şaşırtıcı çatışma ögeleri içerebilirler. Daha da şaşırtıcısı, evrimsel savaşlar bir bireyin içinde, farklı genler arasında bile süregelebilir. Yarışma, çatışma ve işbirliği çoğu zaman hayvanların yaşamlarında açıkça ifade edilirken tüm canlıların yaşamlarında yer alır ve farklı biçimlerde kendilerini gösterebilirler. Çatışma ve işbirliği, eşleşme gösterilerinden kısır sosyal böceklere, yamyamlıktan insan gebeliğinin en garip yönlerine kadar geniş bir yelpaze oluşturan biyolojik olguların evrimini anlayabilmemize temeldir.

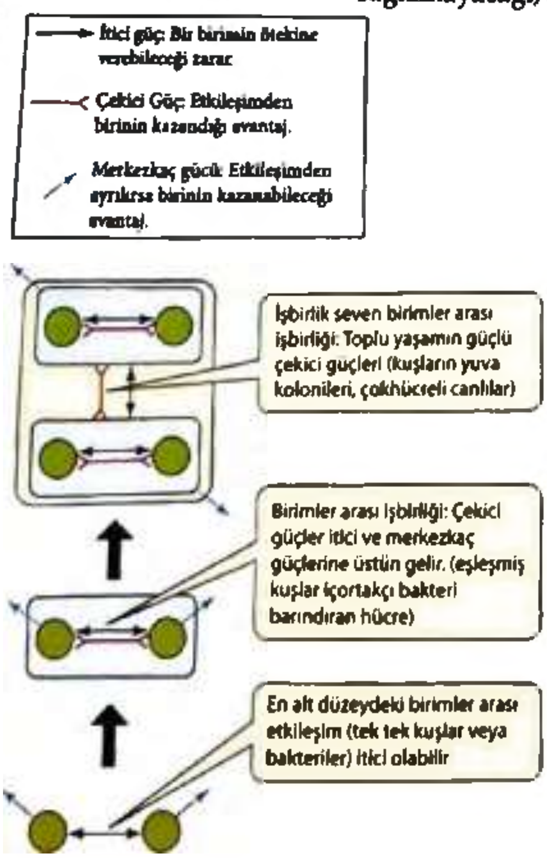
11. Bölümde gördüğümüz gibi bireye değil de topluma veya türe yarayan karakterler ancak grup seçilimiyle evrimleşebilirler. Grup seçilimi, evrimsel değişimin genellikle zayıf bir etkeni olduğundan, çoğu evrim biyologları işbirliğinin ve çatışmanın evrimini birey veya gen düzeyindeki seçilimle açıklarlar. Bu bölümde anlatacağımız modeller, belli bir özellik durumunun ya da o durumu belirleyen alellerin o bireyin üreme başarısını nasıl arttırdığını sorgular.

Çatışma ve İşbirliği İçin Bir Çerçeve

Organizasyon düzeyleri

Bu bölümde sıklıkla, birbirleriyle etkileşerek daha üst düzey bir varlık oluşturan varlıklarla ilgileneceğiz. Örneğin, tek tek hücreler etkileşim içinde bir çokhücreli canlıyı oluştururlar; dişi ve erkek canlılar, kısa süreli de olsa, eşleşmiş çiftler oluştururlar; tek tek bireyler sürüler veya koloniler halinde örgütlenebilirler. Hem çatışmanın, hem işbirliğinin bu gibi etkileşimlerin doğasında var olması beklenir, çoğu zaman da gerçekten vardır. Kern Reeve ve Laurent Keller (1999) alt birimlerden oluşan işbirliği içindeki bir grubun ancak evrimsel "çekim güçlerinin"—yani her bir alt birimin etkileşimden kazandığı yararların—"itici" ve "merkezkaç" güçlerden daha fazla olduğu sürece kararlı olduğuna dikkat çekerler (Şekil 14.1). İtici güçler bir birimin diğerine verebileceği zararı, merkezkaç güçler ise bir birimin işbirliği yaptığı gruptan ayrılıp tek başına şansını denediğinde uyum başarısı ya da başarımı arttıran etkenleri yansıtırlar. Örneğin, birlikte koloni kuran dişi eşekarıları düşmanlara karşı ortak savunmadan yarar sağlarlar; öte yandan, bir dişi diğerleri üzerinde saldırganca bir baskı kurarak yumurta üretimlerini kısıtlar. Bastırılmış bir dişinin koloniden ayrılıp kendi başına bir yuva başlatmasının ona yarar sağlayıp sağlamayacağı, başarılı olmasını belirleyen ekolojik etkenlere bağlıdır.

Şekil 14.1 Eğer uyum başarısını arttıran bir çekim gücü itici ve merkezkaç güçlere üstün gelirse üst-düzey işbirliği birimleri (dörtgenler) alt düzey birimlerden (çemberler) oluşabilir (Reeve ve Keller 1999'dan alıntı).



Kapsayıcı başarım ve akraba seçilimi

İşbirliği etkileşiminden her bir alt birimin edineceği yarar ve zararlar o birimin başarımı—diğer bir deyişle sonraki kuşağa genlerinin katkısıyla—ölçülmelidir. Burada, işbirliğinin evrimleşip evrimleşmeyeceğinin anlamamıza temel oluşturan bir kavramı sunmak gerekiyor: **kapsayıcı başarım**. Bu bağlamda, seçilimi gen düzeyinde düşünmek yararlıdır. Öyleyse, etkisi her ne olursa olsun, bir alelin toplumdaki diğer bir alelin yerini ancak gelecek kuşaklara daha fazla kopyasını aktarabilirse alacağını aklınızda tutun. Bir alelin kapsayıcı başarımı, hem onu barındıran bireyin başarımının (DOĞRUDAN BAŞARIM), hem de aynı aleli taşıyan diğer bireylerin başarımlarının (DOLAYLI BAŞARIM) toplam etkisidir. Benzer biçimde bir bireyin kapsayıcı başarımını da düşünebiliriz. Bu düzeyde, kapsayıcı başarım üzerine kurulu seçilime, diğer bireyler taşıyıcının akrabaları olduklarından **yakın seçilimi** denir.

Yakın seçilimi, işbirliğinin en önemli açıklamalarındandır (Hamilton 1964; Michod 1982). Varsayalım ki bir birey başka bir bireye yararı olan, ama kendisine bir maliyeti bulunan (yani kendi başarımını azaltan) bir davranış yapsın. Yakın seçiliminin temel ilkesi böyle ÖZGECİ bir özellik gösteren bir alelin sıklığının,

ancak özgecil bireyden yararlananın (veya yararlananların) özgeci davranış sayesinde bir sonraki kuşağa aktardıkları o alelin ekstra kopyalarının sayısı, özgecil bireyin davranışı sonucunda kaybettiği alel kopyaların sayısından fazla ise artabileceğidir. Bu ilke, *özgecil bir özelliğin sıklığı, ancak vericinin akrabalarınca elde edilen ve vericiye akrabalık derecesine (r) göre ağırlıklı faydası (b) o özelliğin vericinin başarım maliyetini (c) aşıyorsa artar* şeklinde **Hamilton Kuralı** olarak resmiyet kazanmıştır. Yani özgecilik eğer

$$rb > c$$

ise yayılabilir. YAKINLIK KATSAYISI, r, vericinin genlerinin hangi oranda (aynı atadan gelmeleri koşuluyla) alıcının genleriyle aynı olduğudur (Gradfen 1991). (Aynı atadan gelme için 9. Bölüm'e bakınız.) Örneğin, iki takımlı (diploid) bir türe ait otozomal bir lokus sözkonusu ise, yavrusu anasının iki gen kopyasından birini alır, böylece ana ve çocuğu arasında $r = 0.5$'tir. İki (ana-baba bir) kardeş arasında da $r = 0.5$'tir çünkü her iki kardeşin de annelerinden, ve benzer şekilde babalarından, aynı gen kopyasını almaları olasılığı 0.25'tir.

Yakın seçilimi yoluyla evrimleşmiş bir özellik için en basit örnek yavru bakımıdır. Eğer *A* aleli taşıyan dişiler (taşımayanların aksine) yavrularına bakarak onların yaşama şansını arttırıyorsa, ayrıca yavru bakımı fazladan iki yavrunun daha yaşamasına yol açıyorsa, ananın yaşamına malolsa bile *A* alelinin sıklığı artacaktır. Eğer $c = 1$ (ananın ölümü) ise ve $b = 1$ (fazladan bir yavrunun yaşaması) ise, ananın *A* alelinin yavrusunda bulunma olasılığı $r = 0.5$ olduğu için, yavrularına bakmayan analara kıyasla ikinin üzerinde sayıda yavrunun fazladan yaşaması durumunda Hamilton Kuralı sağlanmış olacaktır.

Diğer ("uzak") akrabalar arasındaki etkileşimler de Hamilton Kuralı'nı izlerler. Örneğin, bir bireyle yeğeni arasındaki genetik yakınlık $r = 0.25$'tir; dolayısıyla, teyzelerin, halaların yeğenlerinin bakımıyla uğraşmasına yol açan alellerin yayılması ancak kazanılan uyum başarısı bakımın maliyetinin dört katından daha fazla artıyorsa gerçekleşecektir. Yararlananlar vericiyle daha uzak akraba oldukça, özgecil bir özelliğin yayılması için gereken fayda daha da yüksek olmalıdır.

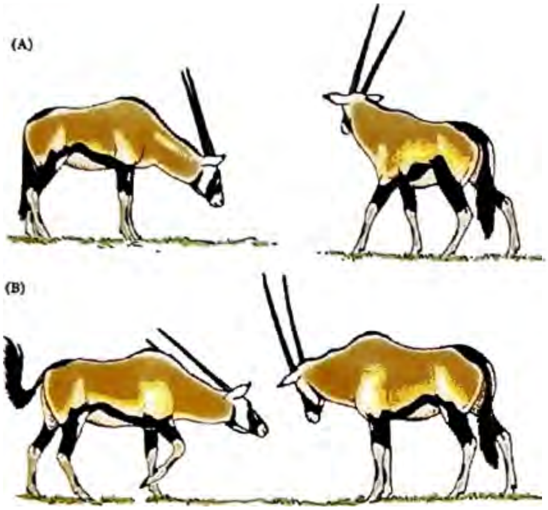
Yavru bakımı, neden ayrım gözetmeyen bir özgeciliğin bireysel seçilim yoluyla evrimleşemeyeceğini göstermektedir. Eğer *A* aleli, bulunduğu dişilerin toplumdaki yavruların bakımına rastgele katkıda bulunmalarına yol açsaydı, ortalama olarak toplumdaki tüm genotiplerin başarımını (*A* alelini taşımalarına bakmaksızın) arttıracağı için alelin sıklığı artamayacaktı. Böylece genotipler arasındaki tek fark, yavru bakımı davranışı gösterenlerin bu nedenle kaybolacak uyum başarısı olacaktı.

Etkileşimler üzerinde sıklığa bağlı seçilim

Türdeş canlılar arasındaki etkileşimler çoğunlukla sıklığa bağlı seçilimden etkilenirler (bkz. 12. Bölüm). Farklı besin türlerini tercih eden, iki haploid genotip, *A* ve *A'* arasında rekabet olduğunu varsayalım. Eğer *A'*, *A* bireylerinden oluşan bir toplumda nadir bir mutant olarak ortaya çıkarsa, az sayıda olduğundan ve besin açısından fazla rakibi olmayacağından uyum başarısı ya da başarım (kişi başına yaşama gücü ve üreme başarısı) *A*'dan daha fazla olacaktır. Ancak *A'* sıklığı arttıkça, *A'* bireyleri arasında çekişme artacak ve başarım azalacaktır. Her iki genotipe ait ortalama bireylerin yaşadığı rekabet yoğunluğu eşit olduğunda, başarımları da eşittir ve kararlı bir alel sıklığına ulaşılmıştır.

Evrimsel açıdan kararlı stratejiler

Sıklığa bağlı özelliklerin evriminin modellenmesinin bir yolu, matematiksel oyun kuramından uyarlanmıştırç Bu yaklaşımın ana kavramı, John Maynard Smith (1982) tarafından *"bir toplumun tüm üyeleri benimsediğinde hiçbir mutant stratejinin doğal seçilim yoluyla yerine alamayacağı bir strateji"* olarak tanımlanan **evrimsel açıdan kararlı stratejidir (EKS)**. diğer bir deyişle, mevcut koşullarda farklı herhangi bir fenotip tarafından yerinden edilemeyen bir fenotiptir. Bir strateji SAF olabilir, yani birey her zaman aynı fenotipe sahiptir, veya KARIŞIK olabilir, yani bireyin fenotipi, davranışlarda görüldüğü gibi, zamanla değişebilir.



Şekil 14.2 Doğu Afrika oriksleri (*Oryx beisa*) arasında törensel saldırgan davranış. (A) Baskın olmayan (soldaki) erkek baskın erkeğe başını indirerek tepki verir. (B) Eğer baskın erkek boynuzlarını öne indirerek tehdidini arttırırsa, diğeri daha da alttan alarak (boynuzlarını arkaya yatırdığına dikkat edin) ve saldırı karşısında kendisini savunmasız bırakarak yanıt verir. Böyle bir durumda baskın erkeğin saldırması düşük bir olasılıktır (Walther 1984'ten alınma).

EKS modelleri çoğunlukla her biri iki veya daha fazla sayıda farklı fenotipe (stratejiye) sahip iki birey arasındaki etkileşimleri betimler. Her bir olası strateji çifti kombinasyonunun bireye yükü (başarımdaki artma veya azalma) farklıdır. Bu yük sadece bireyin kendi fenotipine değil aynı zamanda etkileştiği bireyin fenotipine de bağlıdır.

Maynard Smith ve diğerlerinin EKS kuramını ilk defa uyguladığı sorunlardan birisi, bir alanı veya eşini savunan erkekler örneğindeki gibi, hayvanlar arasındaki çatışmaydı. Çoğunlukla birçok türde saldırgan karşılaşmalar, nadiren yaralanma ya da ölüme yol açan fiziksel çatışmalara giden "törensel" gösterilerden oluşur (Şekil 14.2). Sorun, çatışmaların şiddetini arttırmamanın bireye ne avantaj sağladığıdır.

İlk önce, iki olası saf strateji olduğunu varsayalım: Karşısındaki çekilene veya kendisi yaralanan dek şiddeti arttıran "Şahin", ve rakibi çatışmanın şiddetini arttırır arttırmaz pes eden "Güvercin" (Kutu A). Ödülü kapma adına Şahin olmak mı, yoksa günü tek parça olarak tamamlama açısından Güvercin olmak mı daha iyidir? Güvercin stratejisi asla bir EKS değildir, çünkü bir Şahin genotipi her zaman sadece Güvercinlerin oluşturduğu bir toplumda artacaktır. Şahin stratejisi ise,

KUTU 14A Hayvanlarda Çatışmanın EKS (Evrimsel Kararlı Strateji) Analizi

Şahin (Ş) fenotipinin bir çatışmayı kendisi zarar görene kadar (bir *C* başarım kaybı ile) ya da rakibin çekilmesi ile çatışma nedeni olan kaynağı ele geçirinceye kadar (bir *V* başarım kazancı ile) tırmandırmakta olduğunu varsayalım. Güvercin (G) fenotipi bir başarım kazancı ya da kaybı olmadan Ş tarafından tehdit edilince çekiliyor. Eğer iki Güvercin karşılaşırsa birisi kaynağı kazanıyor, yani böyle karşılaşmalarda bir Güvercin bireyin ortalama kazancı $V/2$ oluyor. Bir Şahinle karşılaşan bir Şahin ise ½ olasılıkla kazanıyor ve ½ olasılıkla kaybediyor; böylece ortalama kazanımı $V/2 - C/2$ oluyor. Öyleyse 'kazanç tablosu':

Kazanç	Rakip: Ş olduğunda	Rakip: G olduğunda
Ş için	½ $(V–C)$	V
G için	0	$V/2$

Eğer $E(x,y)$ x bireyi için y ile çatışmada kazanç ise herhangi iki I ve J stratejisi için, fenotiplerin başarımları (w):

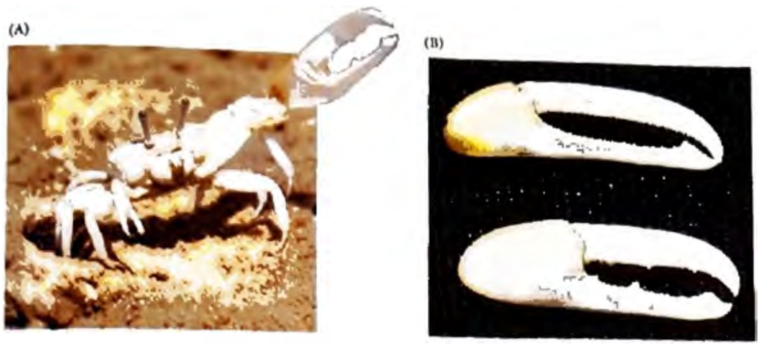
$$w(\mathrm{I}) = w_0 + (1\text{-}p)E(\mathrm{I,I}) + pE(\mathrm{I,J})$$

$$w(\mathrm{J}) = w_0 + (1\text{-}p)E(\mathrm{J,I}) + pE(\mathrm{J,J})$$

olur; p ve $1 - p$, J ve I'nın toplumdaki sıklıkları ve w_0 bir 'taban' başarım değeridir. Eğer J az rastlanan bir mutant ise ve I bir EKS ise tanım gereği, $w(\mathrm{I}) > w(\mathrm{J})$. Yukarıdaki ifadede bu ancak $E(\mathrm{I,I}) > E(\mathrm{J,I})$ koşulunda ya da $E(\mathrm{I,I}) = E(\mathrm{J,I})$ ve $E(\mathrm{I,J}) > E(\mathrm{J,J})$ koşulunda doğru olacaktır.

Eğer Güverscin (G) bir EKS olsaydı, I = D, J = H; ama $E(\mathrm{D,D}) < E(\mathrm{H,D})$ (yani $V/2 < V$) olduğu için, G bir EKS değildir. Eğer $V > C$ ise Şahin (Ş) bir EKS'dir, çünkü $E(Ş,Ş) = (V - C)/2$ ancak $V > C$ koşulunda $E(G,Ş) = 0$'dan büyük olacaktır. Fakat, eğer $V < C$ ise, ne Ş ne de G bir EKS değildir.

Ama varsayalım ki $V > C$ ve öyle bir F stratejisi olsun ki P olasılığı ile Ş olsun, $1 - P$ olasılığı ile de G olsun. Eğer genotipler P için farklılık gösterirse, en yüksek başarımlı olan her iki rolü de kayıplarını ortadan kaldıracak kadar sıklıkla oynayan genotip olacaktır. Yani, her iki rastgele oynanan rolden eşit bir kazanç sağlamalıdır. Kazanç tablosundan, Ş ve G'yi sırasıyla P ve $1 - P$ olasılığı ile oynamak sırasıyla $P(V\text{-}C)/2 + (1 - P)V$ ve $P(0) + (1\text{-}P)(V/2)$. Bunları denkleştirip P, $P = V/C$ için çözünce P olasılığı ile Şahin oynamak bir EKS'dir (Maynard Smith 1982).



Şekil 14.3 (A) Bir erkek kemancı yengeç (*Uca* sp.) irileşmiş kıskacıyla sinyal yolluyor. (B) *Uca annulipes* türüne ait yeniden çıkmış ince ve özgün kalın kıskaçlar. Yeniden çıkan kıskaç, özgün kıskacı olan bir erkeği yenebilecek güce sahip olmasa da etkili bir blöftür (Fotoğraflar Particia Backwell; B Backwell vd. 200'den alınma.)

eğer (başka bir Şahin'le bile kapışsa) başarılı olduğunda kazandığı başarımı (*V*) yaralanma maliyetinden (C) daha fazlaysa bir EKS'dir. Ancak EKS analizi, eğer C > *V* ise herhangi bir bireyin $P = V/C$ olasılıkla Şahin davranışı göstermesi beklenen bir "karışık strateji"nin saf Şahin fenotipinin yerini alacağını gösterir. Böylece bu model, optimal davranışın değişkenliğini ve mevcut kaynağın değeri gibi koşullara bağımlı olduğunu öngörür.

Bireyin karşısındaki rakibi zayıf veya küçükse çatışmanın şiddetini arttırdığı, büyük veya güçlüyse geri çekildiği bir Sınama stratejisi de varsayabiliriz. Çoğu hipotetik koşulda Sınama stratejisi bir ETS'dir. Bu modeli destekler tarzda, birçok hayvan rakiplerinin iriliği veya bunun bir göstergesine göre saldırgan olarak tepki gösterir veya göstermez. Örneğin, dişilerine döllenme öncesinde arkadan sıkıca sarılan erkek Siğilli Kurbağalar (*Bufo bufo*) sadece daha iri erkekler tarafından saldırganca yerlerinden edilirler. Erkek kurbağalar kendilerinden daha iri, ya da dokunulduğunda daha pes bir sesle öten bir erkeği—çünkü ses vücut iriliğiyle orantılıdır—yerinden etmeye girişmezler (Davies ve Halliday 1978).

Kurbağanın ötüşü gibi özellikler, o bireyin dövüşme yeteneğini ya da kaynakları elde etme potansiyelini yansıtan DÜRÜST SİNYALLER olabileceği gibi, bireyin dövüşme yeteneğini abartan aldatıcı sinyaller de olabilirler. Kuramsal olarak, aldatıcı özellikler evrimsel zaman ölçeğinde kararlı olamazlar, çünkü seçilim bu sinyalleri gözardı eden genotipleri yeğleyecek, böylece işe yararlığı ortadan kalkan sinyaller evrim sürecinde yokolacaktır. Dolayısıyla, kaynak elde etme potansiyelini gösteren varolan birçok sinyal, dürüst sinyal olmalıdır (Grafen 1990; Johnstone ve Norris 1993). Öte yandan, aldatıcı sinyaller de hiç yok değildir (Bradbury ve Vehrenvamp 1998). Örneğin, erkek kemancı yengeçlerde bir kıskaç aşırı büyümüştür ve hem diğer erkeklerle dövüşlerde kullanılır, hem de erkeği dişilere çekici kılar. *Uca annulipes* türünde, büyük kıskacını kaybeden bir erkek aynı boyda ama çok daha güçsüz yeni bir kıskaç büyütür. Böyle erkekler, kıskaçları sağlam erkeklerle yaptıkları fiziki dövüşleri kaybetseler de, potansiyel rakiplerine blöf yaparak onları kokutabilirler; dişileri çekmede de diğer erkeklerden bir farkları görülmemiştir (Backwell vd. 2000; Şekil 14.3).

Eşeysel Seçilim

Eşeysel seçilim kavramı

Eşeysel üreme işbirliğinin doruk noktasıdır, ama aynı zamanda hem aynı, hem karşıt eşeyden bireyler arasında çatışmayı da içerir. Ana-babanın her ikisinden de genler taşıyan yavruların çok sayıda ve başarılı olmasında her iki eşin de "genetik çıkarı" vardır. Öte yandan, eğer eşler akraba değillerse, hiçbiri açısından diğerinin başka eşlerle ulaşacağı yaşama gücü ve üreme başarısında bir genetik çıkar bulunmaz.

Darwin, aynı eşeyden (erkek veya dişi) farklı bireylerin sahip oldukları eşlerin sayısı ya da üreme kapasitesi açısından farklılıklarını betimlemek için eşeysel seçilim kavramını ortaya atmıştır. Eşeysel seçilim, parlak renkler, boynuzlar ve birçok türün erkeklerinin kur gösterileri gibi göze çarpan özelliklerin neden evrimleştiği

TABLO 14.1 *Eşler için rekabet mekanizmaları ve yeğlenmesi beklenen özellikler*

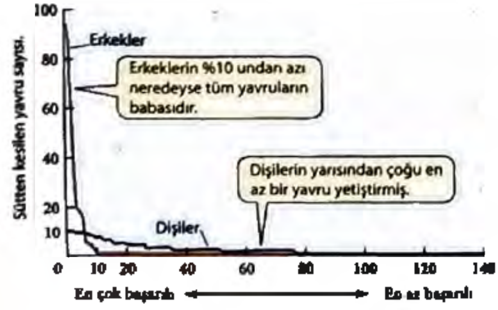
Mekanizma	Yeğlenen özellik
Aynı eşeyli bireyler	Karşılaşmalarda başarıyı arttıran özellikler (örn. irilik, güç, silahlar, tehdit arası yarışma sinyalleri); üstün rakiplerle yarışmadan kaçınma
Karşı eşeyin eş tercihi	Çekici ve uyarıcı nitelikler; besin, üreme alanı ya da eşin üreme başarısını arttıran diğer kaynaklar
Arbede	Eşlerin erken arama ve hızlı tespiti; gelişkin duyu ve hareket organları
Dayanıklılık yarışı	Mevsim süresince üreme açısından etkin olma
Sperm rekabeti	Rakibin sperminin yerini alma; çok miktarda sperm üretme; rakiplerin eşle çiftleşmesini önleyecek eş kollama veya benzeri davranışlar
Zorlama	Zorla çiftleşme ve diğer zorlayıcı davranışlar için adaptasyonlar
Yavru öldürme	Aynı eşeyli bireyler arası yarışmadakine benzer özellikler
Karşıt birlikte evrim	Diğer eşeyin eşleşmeye direncini kıracak yetenekler (örn. aşırı uyarma); yumurtanın spermin girişine direnmesi

Kaynak: Andersson 1994; Andersson ve Iwasa 1996.

sorusuna Darwin'in yanıtıydı. İki farklı eşeysel seçilim biçimi önerdi: Dişilere erişim amacıyla erkekler arasındaki yarışmalar ve bazı erkek fenotip özelliklerinin dişi tarafından seçimi (veya "tercihi"). Eşeysel seçimin başka birçok temeli daha kabul edilmektedir (Tablo 14.1).

Eşeysel seçilimin varlığı temel nedeni dişilerin göreceli olarak az sayıda, iri gametler (yumurtalar), erkeklerin ise çok sayıda, küçük gametler (spermler) üretmesidir. Bu fark, eşeylerin üreme stratejileri arasında *otomatik olarak çatışma* yaratır. Bir erkek, uygun olmayan bir dişiyle olsa bile başarımında ciddi bir düşüş olmadan, birçok dişiyle çiftleşebilir. Halbuki, bir dişinin tüm yumurtalarını potansiyel olarak sadece bir tek erkek dölleyebilir ve eğer bu uygun olmayan bir erkekse dişinin başarımı belirgin olarak azalır. Dolayısıyla, erkek ve dişiler arasındaki etkileşimler çoğu zaman üreme çıkarları bakımından çelişkiler içerir (Trivers 1972). Dahası, erkekler daha sık eşleştikleri için herhangi bir anda üreyen toplumdaki erkek ve dişilerin oranı, yani OPERASYONEL EŞEY ORANI genellikle erkekler lehinedir. Böylece, yaygın olarak *dişiler onlar için yarışan erkekler açısından kısıtlı bir kaynaktır*, ancak erkekler dişiler açısından kısıtlı bir kaynak oluşturmazlar. Bu durumda, *erkeklerde çiftleşme başarısı genellikle daha yüksek çeşitlilik* gösterir (Şekil 14.4), ve gerçekten de, bu eşeysel seçilimin yoğunluğunun bir ölçüsüdür (Wade ve Arnold 1980). Ancak, bazı türlerde iş tersine döner. EŞEYSEL ROL DEĞİŞ TOKUŞU denen durumlarda, örneğin denizdüdükçünlerinde (Şekil 14.5) ve denizatlarında (bkz. Şekil 14.19A), erkekler yavruların bakımını üstlenir ve bir dişinin üretebileceğinden daha az sayıda yavruya bakabilir. Böyle durumlarda, dişiler erkekler için yarışabilirler.

Şekil 14.4 Deniz fillerinde, birkaç baskın erkek haremler halindeki dişilerini diğer erkeklere karşı savunur (bkz. Şekil 10.5). Birçok üreme mevsimi boyunca 140 deniz filinden olma yavru sayısını gösteren bu grafik, erkeklerin üreme başarısının dişilere göre çok daha fazla oynadığını gösteriyor (Gould ve Gould 1989'dan, B.J. LeBoeuf ve J. Reiter'in verilerine dayanarak.)



Erkekler ve spermleri arasındaki yarışmalar

Hayvanların erkekleri, çiftleşme fırsatları için çoğu kez parlak renkler veya erkeği olduğundan daha büyük gösteren diğer süslerle yarışırlar. Bazı türlerde erkekler birbirleriyle doğrudan dövüşürler ve boynuzlar veya dişler gibi diğerini yaralayabilen silahlara sahiptirler (Şekil 14.6). Erkeklerinin omuz tüyleri parlak kırmızı olan Kızıl-kanatlı Karatavuk (*Agelaius phoenicus*) gibi birçok kuş türünde, erkekler desenleri ve şarkıları aracılığıyla baskınlık kurarlar. Deneysel olarak susturulan erkek karatavuklar dışarıdan gelenlere savundukları bölgele-



Şekil 14.5 Alaska tundrasındaki üreme alanlarında bir çift Kızıl Denizdüdükçünü (*Phalaropus fulicarius*). Çoğu kuşların aksine, dişi denizdüdükçünü (soldaki) erkekten daha parlak tüylere sahiptir. Dişiler, yumurtlama sonrasında kuluçkaya yatan ve yavrulara bakan erkeklere kur yaparlar. (Fotoğraf © K. Karlson.)

rini kaybetmişlerdir; ancak, teyple erkeğin şarkısının çalınması işgalcileri engellemiştir. Bölgelerini savunan erkekler uzaklaştırılıp onların yerine, omuz tüyleri farklı genişlikte kırmızıya boyanmış yapma kuşlar yerleştirildiğinde, işgalcileri en iyi uzakta tutan yapma kuşlar en büyük kırmızı lekelere sahip olanlar olmuştur.

Erkeklerin yarışması sonucu eşeysel seçilimde, daha iri yapı, silahlar veya gösterişli özellikler için yönlü seçilim, giderek daha da aşırı nitelikte özelliklerin evrimleşmesiyle sonuçlanan bir "silahlanma yarışı"na yol açabilir. Böylesi bir "hızlanma" eğer edinilen iri yapının veya silahların maliyeti yeterince fazla olduğunda, karşıt ekolojik seçilimle (yani, ekolojik etkenler tarafından dikte edilen seçilimle) sınırlanır (West-Eberhart 1983). Bu tür bir özelliğin denge değeri sadece ekolojik seçilim geçerli olsaydı ulaşacağı değerden genellikle daha büyüktür. Darwin'in belirttiği gibi, birçok türün dişilerinde ve üremeyen erkeklerinde görülen soluk renkler ve dikkat çekmeyen gösteri özellikleri, üreyen erkeklerin belirgin özelliklerinin ekolojik açıdan dezavantaj oluşturduğunu gösterir.

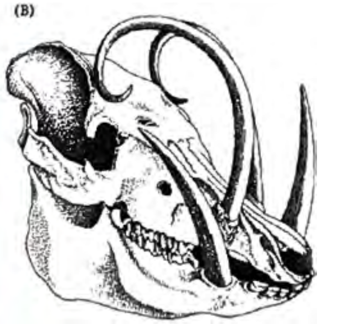
Erkekler arasında dişilerle çiftleşme için yapılan yarışmaya çok benzer başka bir yol da erkeklerin eşleştikleri dişilerin yumurtalarını diğer erkeklerin spermlerinin dölleme olasılığını azaltmaktır (Thornhill ve Alcock 1983; Birkhead ve Møller 1992). Birçok kuş türünde erkekler (her ne kadar DNA araştırmaları çoğu türün dişilerinin buna rağmen eşleri dışındaki erkeklerle yüksek sıklıkta çiftleştiklerini ortaya koysa da) diğer erkeklerin eşlerine ulaşmasını engellemek için üreme alanlarını savunurlar. Birçok kurbağa, kabuklu ve böcek erkeği, yumurta ürettiği sürece dişisini kavrayarak diğer erkeklerden sakınır. İç döllenmenin geçerli olduğu bazı *Drosophila*, yılan ve diğer hayvan türlerinde erkeğin semen sıvısı çiftleştiği dişinin diğer erkeklere çekiciliğini azaltır, döllenme olasılığını düşürür veya vajinada engelleyici bir tıkaç oluşturur (Partridge ve Hurts 1998; aşağıda "kovalayan" eşeysel seçilim üzerine tartışmaya bkz.).

Erkekler arasındaki yarışma çiftleşme anında ve sonrasında da devam edebilir. Birçok kızböceğinde erkeğin çiftleşme organı, dişinin eşey yolundan daha önce çiftleştiği erkeklerin spermlerini çıkaracak şekilde uyarlanmıştır (Şekil 14.7). Bir çok hayvanda, iki ya da daha fazla erkeğin sperminin bir dişinin yumurtalarını dölleme olanağı sözkonusu ise **sperm çekişmesi** gerçekleşir (Parker 1970; Birkhead 2000). Böyle durumlarda, erkek sadece daha fazla sperm üreterek diğer erkeklerden daha yüksek üreme başarısına ulaşabilir. Bu saptama, çokeşli (poligam) primat türlerinin

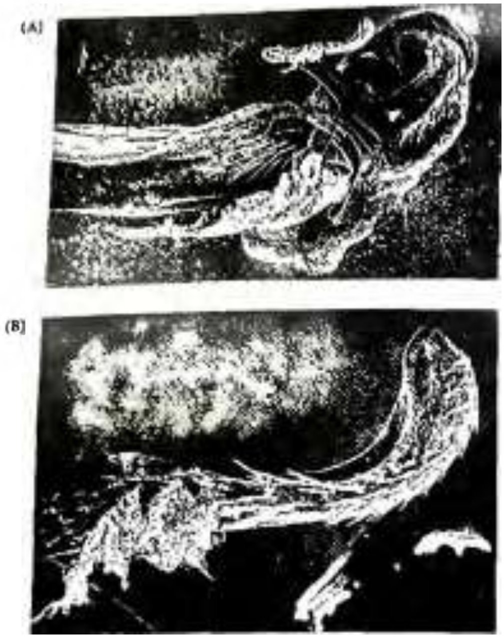
(A)



(B)



Şekil 14.6 Erkek memelilerin eşleşme yarışında kullandıkları bazı silahlar: (A) Kızıl geyiğin (*Cervus elaphus*) boynuzları. (B) Tropikal Asyalı bir domuz olan Babirusa'nın (*Babyrousa babyrussa*) olağandışı üst ve alt köpekdişleri. Bu tarihi çizim Alfred Russell Wallace'ın *The Malay Archipelago* (1869) adlı eserindendir. (Fotoğraf: J.H. Robinson/Photo Researchers, Inc.)



Şekil 14.7 Erkeğin babalık şansını arttıran incelikli bir mekanizma: Kara-kanatlı kızböceğinin *Calopteryx* penisi. (A) Penisin ucunda üstte yana doğru bir çıkıntı bulunur. (B) Yan çıkıntının, üzerindeki diken gibi kılları ve bir rakip erkeğin sperm öbeğini gösteren yakından görüntüsü. (J. Waage'nin izniyle.)

neden monogam primat türlerinden daha büyük testislere sahip olduğunu da açıklar (bkz. Şekil 11.20). Dişinin yumurtalarının çoğunun sadece çiftleştiği erkeklerden birisi tarafından döllenmesi olarak nitelenen SPERM ÖNCELİĞİ çeşitli böceklerde ve diğer türlerde rastlanır. *Drosophila melanogaster*'de sperm önceliğinin etkinlik derecesi, dişilerin genetik yapısının yanısıra erkeklerin spermlerinin başka erkeklerin spermlerinin yerini alma ve yerinden edilmeye direnme yeteneklerini belirleyen genetik özelliklere bağlıdır (Clark vd. 1994; Clark ve Begun 1998).

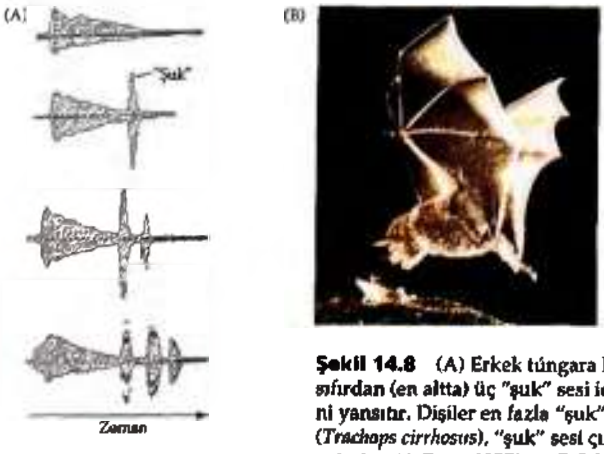
Eş beğenisi yoluyla eşey seçilimi

Birçok hayvan türünde, bir eşeyden (genellikle erkek) bireyler diğer eşey tarafından seçilmek için yarışırlar. Eş beğenisi yoluyla eşeysel seçilimin belirlediği özelliklerin evrimi, evrimsel biyolojide başgösteren en ilginç problemleri sunar ve yoğun araştırmaların konusudur (Andersson 1994; Johnstone 1995; Andersson ve Iwasa 1996; Houle ve Kondrashov 2002).

Birçok hayvan türünün dişleri, renk desenleri, süs, seslenme veya gösteri davranışı gibi nitelikleri daha abartılı, daha büyük veya daha yoğun olan erkeklerle eşleşmeyi yeğlerler. Örneğin, dişi tavuskuşları, dulkuşları, kırlangıçlar ve başka türler daha uzun kuyruk türlerine sahip erkekleri tercih ederler (bkz. Şekil 11.9). Tercih edilen erkek nitelikleri çoğu zaman ekolojik açıdan bir yarar yitimi oluşturur. Örneğin, Orta Amerika túngara kurbağası (*Physalameus pustulosus*) dişileri ötüşleri "vızıldama"nın yanısıra "şuk" sesini içeren erkekleri tercih eder—ancak ötüşün bu kısmı avcı püskül—dudaklı yarasaları da (*Trachops cirrhosus*) çeker (Şekil 14.8). Dişinin zor beğenmesinin benzeri maliyetleri olabilir: Birçok türde, uygun erkek ararken geçen sürenin toplam üreme başarısını azalttığı gösterilmiştir (Andersson 1994).

Eşeysel olarak seçilen özellikler bazen akraba türler arasında olağanüstü düzeyde farklılaşmıştır. Sinekkuşları, cennetkuşları, siklit balıkları ve birçok diğer akraba tür gruplarında, eşeysel seçilimle evrimleştikleri düşünülen renkler, süsler ve gösteriler arasında şaşılacak farklar gözlenir (bkz. Şekil 15.6).

Erkeklere özgü nitelikler, belli ki eşleşme başarısını arttırdıkları sürece (ancak ekolojik seçilimin saptadığı sınırlar içinde) aşırı durumlara evrimleşeceklerdir. Peki ama dişiler bu nitelikleri, hele öylesine belirlenmiş gibi gözüken—hatta onlara sahip erkekler için risk oluşturan—özellikleri neden tercih etsinler? Bunu açıklamak için aralarında zor beğenen dişilere (1) *doğrudan* ve (2) *dolaylı*



Şekil 14.8 (A) Erkek túngara kurbağasına (*Physalameus pustulosus*) ait dört ötüşün (en üstte) sıfırdan (en altta) üç "şuk" sesi içeren osilogramları. Her osilogram zamana göre ses yüksekliğini yansıtır. Dişiler en fazla "şuk" sesi içeren ötüşleri çekici bulurlar. (B) Kurbağa yiyen yarasalar (*Trachops cirrhosus*), "şuk" sesi çıkaran erkek túngara kurbağalarını çıkarmayanlardan daha sık avlarlar. (A Ryan 1985'ten; B © Merlin Tuttle/BCI/Photo Researchers, Inc.)

yararlar sağlama, (3) *duyusal yatkınlık*, ve (4) *karşı birlikte evrim* bulunan hipotezler öne sürülmüştür. Dolaylı yararlar kategorisi iki ana hipotez içerir.

Eş beğenisinin doğrudan yararları

En az tartışılır olan hipotez, erkeğin, besin, yavru yetiştirmeye daha uygun bir üreme bölgesi, ya da yavru bakımı gibi dişiye doğrudan yarar sağlayan olanaklar sağlaması durumuna uygun düşer. Bu şartlar altında, dişiler üzerinde onlara bu olanakları sağlayan erkeklerin bu yetenekleriyle uyumlu bir özelliklerini tanıma yönünde bir seçilim baskısı oluşur. Dişilerde bu yetenek bir kere evrimleşince, tercihleri bu belirgin, uyumlu karakteri taşıyan erkekler yönünde olacaktır. Örneğin, erkek Meksika Çütresi'nin (*Carpodacus mexicanus*) rengi turuncudan parlak kırmızıya kadar değişir. Dişiler parlak renkli erkeklerle eşleşmeyi tercih ederler çünkü parlak renkli erkekler yuvadaki yavrulara daha sık besin taşırlar (Hill 1991).

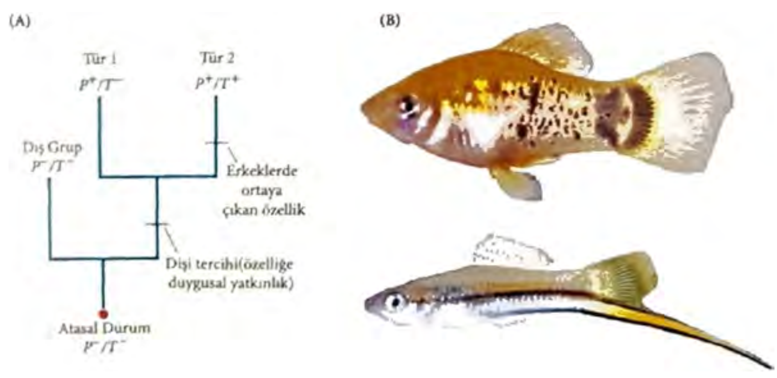
Duyusal yatkınlık

Bazı durumlarda, dişilerin tercih davranışı, tercih edilen nitelik henüz erkeklerde evrimleşmeden ortaya çıkar (Ryan 1998). Örneğin, belli bir nitelik doğası gereği daha uyarıcıdır ve sadece duyu sisteminin organizasyonuna bağlı olarak daha büyük bir tepkiye neden olabilir. Böylesi **duyu yatkınlıkları** duyu fizyolojisi ve hayvan davranışı araştırmalarında iyi bilinir. Hayvanlar pekçok kez, olağan uyarı yoğunluk aralığı dışında olan NORMALÜSTÜ UYARILARA daha büyük tepki gösterirler, hatta desen tanımaya koşullandırılmış yapay sinir ağları bile abartılı uyarıları algılamaya yatkınlık gösterirler.

Filogenetik araştırmalar, bazen dişilerin tercih davranışının, tercih edilen nitelik henüz erkeklerde evrimleşmeden ortaya çıktığını göstermiştir (Şekil 14.9A). Örneğin, *Xiphophorus* (kılıçkuyruklar) cinsine ait bazı türlerde erkeğin kuyruğunun bir kısmı ""kılıç" şeklinde uzamıştır (Şekil 14.9B). Alexandro Basolo (1995, 1998) dişilerin sadece kılıçkuyruklu *Xiphophorus* türlerinde değil, kılıçsız *Xiphophorus* türlerinde ve *Xiphophorus*'un kardeş grubu kılıçsız *Priapella* cinsi türlerinde de kuyrukları plastik kılıçla uzatılmış erkekleri yeğlediklerini buldu. Hatta, dişi *Priapella* bireyleri kılıçlara karşı kılıçkuyruklu *Xiphophorus* dişilerinden daha şiddetli bir tercih gösterdi. Dişi tercihi belli ki bu cinslerin ortak atasında evrimleşti ve böylece kılıç bir mutasyon olarak ortaya çıktığında bunun bir erkek özelliği olarak seçilimini sağladı.

Eş beğenisinin dolaylı yararları

Dişi tercihlerinin evrimini açıklamada en ciddi sorun, erkeğin ne dişiye ne yavrularına doğrudan bir fayda sağlamadığı, sadece genlerini kattığı türlerin durumudur. Bu durumlarda, dişinin eş beğenisini etkileyen alellerin sıklığı, yavrularının başarımına bağlı olarak azalır. Böylece, dişiler eşlerinin seçiminden dolaylı bir yarar sağlarlar (Kirkpatrick ve Barton 1997; Kokko vd. 2002).



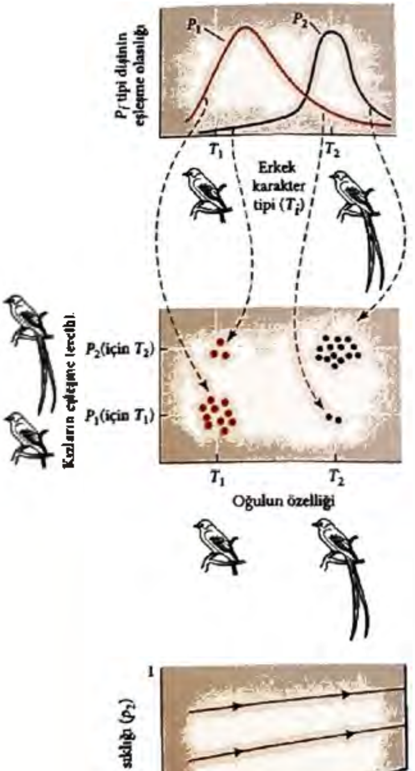


Şekil 14.9 Dişi eş beğenisinde duyusal yatkınlık aracılığıyla eşeysel seçilim varlığını destekler kanıtlar. (A) Bir erkek niteliğinin (*T*) varlığı (+) veya yokluğu (–) ile dişilerin o niteliği tercih etmesi (*P*) açısından farklılık gösteren üç hipotetik türün filogenisi. Hem *T*, hem *P* dışgrup türde bulunmaz, ki bu sonradan edinildiklerinin kanıtıdır. *P*'nin hem 1. türde, hem 2. türde olması, ancak *T*'nin sadece 2. de bulunması, dişilerin *T* tercihinin veya duyusal yatkınlığının, *T* ortaya çıkmadan önce geliştiğini gösterir. 1. ve 2. türe karşılık gelen gerçek türlere (B) erkeklerinde kılıçkuyruk tipi bir süs bulunan (altta) ve bulunmayan (üstte) poecilid balıklar ile (C) ön bacaklarında fırça gibi kıllar bulunan (altta) ve bulunmayan (üstte) kurt örümcekleri örnek verilebilir. (A Ryan 1998'den; B fotoğraflar Alexandro Basolo'nun izniyle; C fotoğraflar George Uetz'in

Böylesi dolaylı yararları açıklayan iki yaygın modelden birisi, belli bir erkek niteliğini tercih eden dişilerin oğullarının o niteliği babalarından miras aldıkları için eş bulmada daha başarılı oldukları (bazen "seksi oğul" hipotezi de denen) **kaçak eşeysel seçilim**, diğeri de tercih edilen erkek niteliğinin erkeğin diğer yüksek yaşamsal genetik özelliklerine işaret ettiği ve dişinin yavrularının bu genetik özellikleri miras aldığı **iyi genler modelidir.** İyi genler modelleri, erkeğin yeğlenilenlen niteliği, onun yaşama şansını riske sokan ekolojik engellere karşın evrimleştiği için aynı zamanda **engel (handikap) modelleri** olarak da anılırlar (Zahavi 1975).

KAÇAK EŞEYSEL SEÇİLİM. R. A. Fisher'in (1930) önerdiği şekliyle kaçak eşeysel seçilimde, erkeğin niteliğinin ve dişinin tercihinin evrimi, bir başladı mı, kendini geliştiren, kartopu etkisi veya "kaçak" bir özellik gösteren bir sürece dönüşür (Lande 1981; Kirkpatrick 1982; Pomianowski ve Iwasa 1998). Bu süreç (her ne kadar Fisher her iki tip dolaylı yararı tartışmış olsa da) çoğunlukla "Fisher modeli" olarak anılır. Modelin en basit halinde, T_1 ve T_2 genotipleri taşıyan haploid erkekler sırasıyla t_1 ve t_2 sıklığında rastlanırlar. T_2 uzun bir kuyruk gibi daha abartılı görünüşlü, ama ekolojik açıdan kusur taşıyan, örneğin daha kolay av olmasına neden olan bir niteliğe sahiptir. P_2 genotipi taşıtan (ve p_2 sıklığıyla rastlanan) dişiler T_2 tipi erkekleri yeğlerken P_1 dişileri pek bir tercih göstermez (ya da T_1'leri yeğlerler). P_1 ve P_2 alellerinin yaşama şansı veya doğurganlığı etkilemediği, dolayısıyla seçilim açısından nötr oldukları varsayılır.

P ve *T* genlerinin ifade edilmesi her ne kadar eşeylerle kısıtlı olsa da, her iki eşey de iki geni de taşır ve yavrularına aktarır. P_2 dişiler ile T_2 erkekler birbirleriyle daha sık eşleştikleri için, bağlantı dengesizliği gelişecek, yani her iki eşeyin yavruları da P_2 ve T_2 alellerini birlikte miras alacaklardır. Erkek niteliği ve dişi tercihi böylece birbirleriyle genetik olarak ilişkili hale gelerek (bkz. 13. bölüm) erkek niteliğinin sıklığında görülecek bir artış otomatik olarak dişi tercihinde de bir artışı beraberinde getirecektir (Şekil 14.10).



Belki T_2 erkekleri, P_1 dişileri her iki erkek tipiyle de eşleştikleri ve P_2 dişileri onları tercih ettiği için T_1 erkeklerine göre hafif bir eşleşme avantajı taşırlar. Bu veya başka bir nedenle t_2 değerinin biraz arttığını varsayalım. Lokuslar arasındaki genetik uyuşma nedeniyle t_2'de görülen bir artış p_2'de de görülecektir. Yani T_2 erkekleri daha fazla yavru sahibi olurlar ve kızları daha çok P_2 alelini kalıtacaklarından, P_2'nin sıklığı da artacaktır. P_2 arttıkça T_2 erkekleri daha fazla dişi tarafından tercih edileceklerinden daha da yüksek eşleşme avantajı kazanacaklardır; böylece P_2 alelinin artan T_2 aleliyle ilişkisi P_2 taşıyan bireylerin sayısını daha da arttırabilir.

Eğer hem erkeğin niteliği, hem dişinin tercihi çok gen tarafından belirleniyorsa, aynı kural geçerli olmakla birlikte mutasyon sonucu oluşan yeni genetik çeşitlilik her iki karakterin sonsuza

Şekil 14.10 Dişi beğenisi yoluyla kaçak eşeysel seçilim modeli. T_1 ve T_2 kuyruk uzunluğu gibi bir nitelik açısından farklı iki erkek genotipini yansıtırlar. P_1 ve P_2 dişileri üstteki grafikte gösterildiği gibi T_1 ve T_2 erkeklerine karşı farklı tercihler gösterirler. Eşleşme düzeni, bir sonraki kuşakta oğulların kuyruk uzunlukları ile kızların eş tercihleri arasında bir uyuşma gelişmesine yol açar (ortadaki grafik). Böylece toplumda, P_2 ve T_2 alelleri arasında bir ölçüde genetik bir uyuşma oluşur. T_2 alelinin sıklığında (t_2) oluşan herhangi bir değişim p_2 değerinde belli bir değişmeye karşılık gelir. Alttaki grafikte, uzaydaki her nokta bir p_2 ve t_2 sıklık değeri çiftinin oluşturduğu olası toplumun üyelerine karşılık gelir ve vektörler evrimin yönünü gösterir. p_2 düşükken, t_2 ekolojik seçilim nedeniyle azalır, böylece p_2 de daha da azalır. p_2 yüksekse, T_2 erkekleri için eşeysel seçilim ekolojik seçilime baskın gelir ve t_2 artar, böylece p_2 de daha da artar. Alel sıklıkları kalın çizgi boyunca seçilimle değişmezler, ancak genetik kayma yoluyla değişebilirler (Alttaki grafik Pomianowski 1988'den.)

kadar evrimleşmesine yol açabilir; bazı kuramsal koşullar sağlanırsa, bu durumda evrimsel süreç giderek daha abartılı bir erkek niteliğine doğru "kaçar".

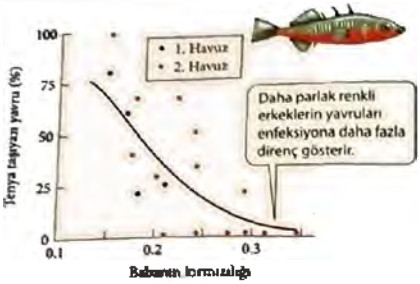
Gördüğümüz gibi, birçok eşeysel seçilen abartılı nitelik onları taşıyan erkeklere ekolojik maliyet getirir. Dişi beğenisinin de ekolojik bir maliyeti olabilir; örneğin, daha uygununu bulmak adına bir erkeği geri çevirmek üremeyi geciktirebilir ya da başka riskler getirebilir. Bu gibi maliyetler kaçak evrim sürecini engelleyebilir veya erkeğin niteliğiyle dişinin seçiminin maliyet olmasa ulaşacağından daha az aşırı bir noktada dengeye getirir. Dahası, çok aşırı bir tercih öyle büyük bir yarar yitimine dönüşebilir ki evrim ters yönde gelişerek, DÖNGÜSEL EVRİME yol açar: Hem tercih, hem özellik, birçok kuşak içinde önce bir yöne (diyelim uzun kuyruğa doğru), sonra öteki yöne, sonra tekrar ilk yöne doğru evrimleşir. Bu kuram, filogenetik analizlerin gösterdiği gibi türlerin eşeysel olarak seçilen erkek niteliklerinin kaybolduğu birçok duruma açıklayabilir.

Eğer dişiler birden fazla erkek niteliğinden her birine genetik olarak değişken farklı tepkiler veriyorlarsa, başlangıçtaki genetik koşullara bağlı olarak yeni özellik veya bunların kombinasyonları evrimleşebilir (Pomianowski ve Iwasa 1998). Böylece kaçak eşeysel seçilim farklı toplumlarda farklı yollar izleyebilir, öyle ki sonuçta *toplumlar eş beğenisinde farklılaşarak üremede yalıtılabilirler*. Dolayısıyla eşeysel seçilim türleşmede güçlü bir potansiyel nedendir (bkz. 16. Bölüm). Bu çeşit kaçak eşeysel seçilim, sinekkuşları ve birçok başka hayvan türünde görülen erkek süslerinin olağandışı çeşitliliğini açıklayabilir.

GENETİK NİTELİĞİN GÖSTERGELERİ. Yavruları yaşamaz ya da üremezse ciddi başarım kayıplarına uğrayacakları için, dişilerin yüksek genetik niteliklere sahip erkekleri seçecek şekilde evrimleşmeleri, böylece yavrularının babalarından "iyi genler" alarak daha yüksek bir yaşama ve üreme şansına sahip olmaları çekici bir hipotezdir. Erkeğin genetik niteliğiyle uyuşan herhangi bir özellik—"iyi genler"in herhangi bir GÖSTERGESİ—dişilerce yararlı eşleşmelere bir rehber olarak kullanılabilir, ki böylece seçilim, dişilerde böyle niteliklere dayanarak eşlerini seçme genlerini yeğleyecektir. Erkek gösterge özelliğine yönelik dişi tercihinin evrimleşmesi, bu özelliğin bilinen birçok erkek gösteriş özelliği gibi başarımın **koşula-bağlı bir göstergesi** olması halinde daha büyük bir olasılıktır. Bu durumda, *T* aleline sahip erkekler, iyi genler (diyelim başka bir lokustaki *B* alelini) taşıdıkları için fizyolojik açıdan iyi durumdalarsa gösterge özelliği olabildiğince geliştirebilirler. "Bir "tercih aleli" (*P*) taşıyan dişiler, hem *T*, hem *B* alellerine sahip erkeklerle eşleşecekleri için yavruları her üç aleli de miras alırlar. Böylece bu üç alel arasında bağlantı dengesizliği gelişir ve *P* ve *T* sıklık değerleri, avantajlı *B* aleliyle olan ilişkileri nedeniyle toplumda giderek artar. (Basitleştirmek için burada söz edilen üç özelliğin her birinin tek bir gen tarafından denetlendiği varsayılmıştır, ama herhangi bir özellik çok genli olabilir.)

Bu modelde, dişi tercihi üzerindeki dolaylı seçilimin şiddeti toplumdaki başarımda gözlenen genetik çeşitlilikle orantılıdır. Ancak, doğal seçilim başarımdaki genetik çeşitliliği azaltmalıdır. Birçok araştırmacı genetik çeşitliliğin nasıl korunacağı sorusuna yanıt aramış ve bu yolla dişi tercihinin temelini sağlamıştır. Örneğin, asalak toplumlarının genetik bileşiminde görülen sürekli değişimin konak toplumlardaki direnç özelliklerinin genetik çeşitliliğini koruduğu, ayrıca erkeklerde eşeysel seçilim sonucu oluşmuş niteliklerinin asalaklara direncin bir göstergesi olabileceği önerilmiştir (Hamilton ve Zuk 1982).

Daha basit bir hipotez ise başarım öğeleri için genetik çeşitliliğin tekrarlanan mutasyonlarla sağlandığıdır. 13. Bölüm'de gördüğümüz gibi başarım öğeleri için mutasyona bağlı çeşitlilik oldukça yüksektir ve gerçekten de bu özellikler doğadaki toplumlarda değişkenlik gösterirler. Locke Rowe ve David Houle (1996) erkeğin kondisyonunun, dolayısıyla geliştirebileceği gösteriş süslerinin büyüklüğünün, erkeğin taşıdığı zararlı mutasyonlarla ters orantılı olduğu bir model geliştirdiler. Kondisyonda görülen mutasyonlara bağlı yüksek değişkenlik, gösteriş özelliğinde varolan genetik çeşitliliği sürdürecektir; ayrıca uzun vadede hem erkekte daha abartılı süslerin, hem de daha aşırı dişi tercihlerinin evrimleşmesini sağlayacaktır. Bu modelin varsayımları gerçekçidir. Örneğin, erkek bokböceklerinde yüksek bir

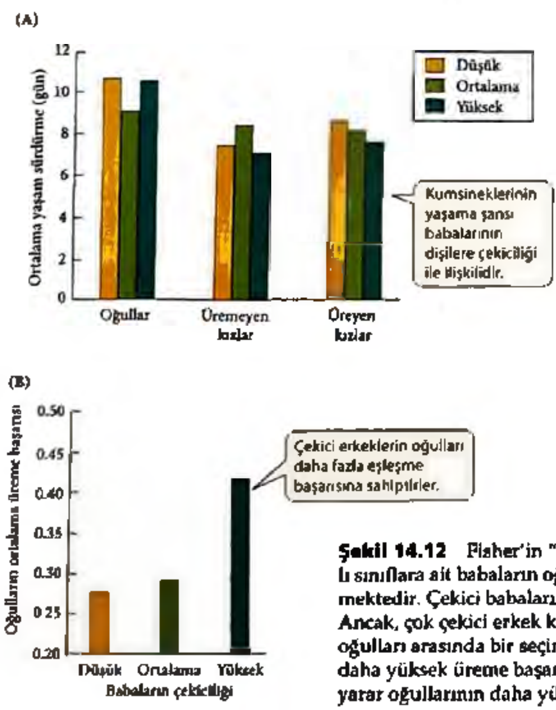


Şekil 14.11 Dişi beğenisinde "iyi genler" hipotezine kanıt. Yavru dikence balıklarının tenya larvasıyla karşılaştıklarında enfekte olanların yüzdesi babalarının renklenmesiyle uyuşuyordu (Barber vd. 2000'den.)

kur yapma sıklığı, dişilerce tercih edilen ve kondisyona bağlı bir özelliktir; hem kur yapma sıklığı, hem de kondisyon modelin öngördüğü gibi genetik olarak değişkendir (Kotiaho vd. 2000).

DOLAYLI ETKİLERİN ROLÜ ÜZERİNE KANITLAR. Dolaylı etkilerin her iki modeli için de kanıtlar vardır. Örneğin, Allison Welch vd. (1998) yumurtalarını biri daha uzun kur ötüşü yapan iki farklı babanın döllediği bir gri ağaç kurbağası (*Hyla versicolor*) dişisinin iribaşlarının büyümesini çalıştılar. Dişiler açıkça daha uzun ötüşleri tercih ederler. 25 batının ortalaması alındığında, uzun ötüşlü erkeğin yavrularının, özellikle düşük besinle yetiştirildiklerinde daha hızlı büyüdükleri ve metamorfoz aşamasına geldiklerinde daha iri oldukları görüldü. Erkek ağaç kurbağaları eşlerine ya da yavrulara doğrudan bir katkıda bulunmadıkları ve iribaşların sadece baba tarafından gelen genler açısından farklı oldukları kabul edildiği için, dişilerin yeğlediği uzun kur ötüşü ile yavru büyüme hızını arttıran erkek genleri arasında uyuşma vardır. Bir başka deyişle, ötüşün uzunluğu, erkeğin genetik niteliğinin dürüst bir sinyali gibi gözüküyor. Buna çok benzer bir deneyle, Barber vd. (2001) dikence balıklarının (*Gasterosteus aculeatus*) dişilerinin tercih ettikleri bir karakteri, erkeğin karnındaki kırmızı rengin yoğunluğunu çalıştılar. Parlak kırmızı babaları olan yavru dikence balıklarının, babaları daha soluk renkli olan ana bir-baba ayrı kardeşlerine oranla tenya enfeksiyonuna daha dirençli olduklarını gösterdiler (Şekil 14.11). Kırmızı renk karetenoid pigmentlere bağlı olup besin aracılığıyla elde edilmektedir ve etkin bir bağışıklık sisteminin gelişimini arttırdığı sanılmaktadır. Birçok başka çalışma da iyi genler hipotezi için kanıtlar sağlamıştır, ancak erkeğin tercih edilen özelliği ve yavruların başarımı arasındaki uyuşma genellikle çok düşüktür (Møller ve Alatalo 1999).

Fisher kaçak modeli için de kanıtlar vardır. Örneğin, erkek kumsinekleri (*Lutzomyia longipalpis*) LEK denilen ve erkeklerin biraraya geldikleri ve ziyaret eden dişilerle çiftleşmek için yarıştıkları alanlarda toplanırlar. Tipik olarak, dişiler seçtikleri erkekle çiftleşmeden önce birkaç erkeği geri çevirirler. T. M. Jones vd. (1998) deneylerde farklı erkek grupları kullanarak hangilerinin dişiler tarafından en çok, hangilerinin en az seçildiklerini belirlediler. En çok "çekici" ve en az "çekici" erkeklerle çiftleşen dişiler arasında yaşama şansı veya yumurta sayıları açısından bir fark yoktu; yani, çekici bir erkekle çiftleşmenin getireceği doğrudan faydaya dair bir kanıt bulunmuyordu. Babanın çekiciliğiyle ondan olma yavruların yaşama gücü veya kızlarının doğurganlığı arasında da bir ilişki yoktu; yani çekici erkeklerin yavrularına yaşama ve üreme şansını arttıran iyi genler aktardıklarına dair bir belirti de yoktu (Şekil 14.12A). Ne var ki, sırasıyla biri çok çekici, ikincisi hiç çekici olmayan ve üçüncüsü de "ortalama" babaların birer oğlu çiftleşmemiş dişilerle bir araya konduğun-



Şekil 14.12 Fisher'in "seksi oğul" hipotezi için kanıt. (A) Dişilere çekicilik açısından farklı sınıflara ait babaların oğulları ile üreyen ve üremeyen kızlarının yaşama başarısı gösterilmektedir. Çekici babaların yavrularına "iyi genler" aktardıklarına dair bir belirti yoktur. (B) Ancak, çok çekici erkek kumsineklerinin *oğulları*, dişiler onlarla çekici olmayan erkeklerin oğulları arasında bir seçim yaptıklarında açıkça tercih edildikleri için, diğerlerine oranla çok daha yüksek üreme başarısına ulaşırlar. Böylece, çekici bir erkekle eşleşen dişilere dolaylı yarar oğullarının daha yüksek üreme başarısı yaşayacak olmasıdır (Jones vd. 1998'den.)

da, çekici erkeklerin oğulları dişilerle çiftleşmede, Fisher'in "seksi oğul" hipotezinde öngörüldüğü gibi açık farkla başarılı oldular (Şekil 14.12B). Benekli salatalık kurdu (*Diabrotica undecimpunctata howardi*) üzerine benzer bir çalışmada ise Tallamy vd. (2003) dişilerin onları antenleriyle daha hızlı okşayan erkekleri tercih ettiklerini gösterdi. Erkeğin okşama sıklığı eşinin üreme başarısını veya yavrularının yaşama gücünü ya da doğurganlığını etkilememez, ama hızlı okşayan erkeklerin oğulları da dişiler tarafından tercih edilirler. Böylece bu araştırma da, iyi genler modeli değil Fisher modeli için bir kanıt oluşturur.

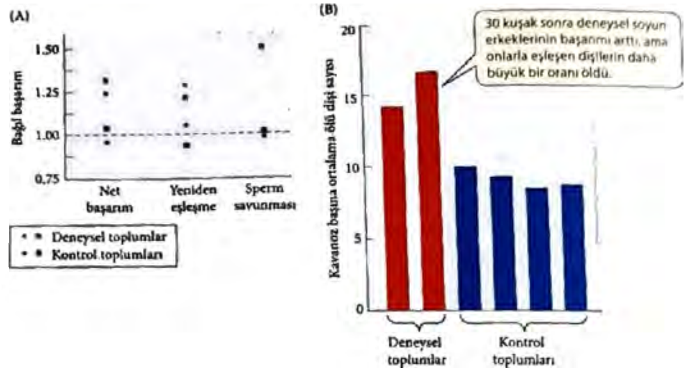
Karşıt birlikte evrim

Her ne kadar eşeyler yavru üretmek için işbirliği yapmak zorunda olsalar da, eşeyler arasında çatışma çok yaygındır (Parker 1979; Chapman vd. 2003). Örneğin, ait olduğu tür tam anlamıyla tek eşli olmadığı sürece, bir erkek—dişinin yaşama ve yeniden üreme şansını azaltsa bile—bir dişiden olabildiğince çok yavrusu olmasından kazançlı çıkar. Dolayısıyla, erkek ve dişi özelliklerini belirleyen genler birbirleriyle çatışırlar ve **karşıt birlikte evrime** yol açarlar (Rice ve Holland 1997; Holland ve Rice 1998). Böyle bir evrim, erkek özelliğindeki bir değişimi onu karşılayan veya etkisizleştiren bir dişi özelliğinin evriminin izlemesi, buna yanıt olarak erkek özelliğinde yeni bir değişim ve böylece devam ederek bir zincirleme tepkime şeklinde uzatmalı bir "silahlanma yarışı" haline dönüşür.

Dış döllenmenin gerçekleştiği abalonlarda (iri yumuşakçalar, *Haliotis*) gametler arasındaki etkileşimi ele alalım. Spermler yumurtayı döllemek için kendi aralarında yarışırlar, bu nedenle spermler üzerine seçilim her zaman yumurtaya daha hızlı girerek döllemeyi yeğler. Ancak yumurtalar üzerine seçilim sperm girişini yavaşlatan nitelikleri yeğleyecektir, çünkü aksi taktirde POLİSPERMİYA (birden fazla spermin girmesi) sonucu doğar. Polispermiya gelişmeyi kesintiye uğratır ve gerçekten de yumurtalar bu durumu engellemek için incelikli mekanizmalar geliştirmişlerdir. Yumurta ve spermin çıkarları arasındaki karşıtlık, spermin giriş yeteneğini arttıran değişimlerin ve yumurtanın buna karşı geliştirdiği önlemlerin sürekli yer aldığı bir karşıt birlikte evrime yol açar. Böyle bir birlikte evrim, abalonlarda spermin yumurtayı sarmalayan vitellin tabakasını delmesini kolaylaştıran lisin proteininin aminoasit dizisinde görülen olağandışı hızlı evrimi açıklayabilir. Farklı abalon türlerinin lisin genlerinde sinonim olmayan farklılıkların sinonim olanlardan çok daha hızlı evrimleşmesi, doğal seçilimin açık bir işaretidir (Vacquier 1998; ayrıca bkz. Palumbi 1998 ve 19. Bölüm).

Eşeyler arasında genetik çatışma, en iyi dişilerin kur yapan erkeklerce hırpalanmaları ve erkeğin semen sıvısında zehirli proteinler bulunması nedenleriyle eşleşmenin dişinin yaşama şansını azalttığı *Drosophila melanogaster* türünde çalışılmıştır (Chapman vd. 1995). Bir genetik çeşitlilik araştırması, ikinci bir erkek tarafından dışarı atılmaya en iyi direnen spermlerin sahibi erkekler, eşlerinin ömrünü en çok azaltanlardır: Yani açık bir eşeysel çatışma durumu (Civetta ve Clark 2000). Akıllıca tasarlanmış bir dizi deneyle, William Rice ve Brett Holland erkek ve dişi *Drosophila*'ların bir birlikte evrimsel "silahlanma yarışına" tutuştuklarını göstermiştir (Rice 1992, 1997; Holland ve Rice 1999). Bir deneyde, Rice sinekleri 29 kuşak boyunca çaprazlayarak iki otozomun genetik olarak işaretlenmiş parçalarının sadece dişiler aracılığıyla aktarılmasını sağlamıştır. Böylece, dişilerin başarımını arttıran bu kromozom bölgelerindeki alellerin sıklığı, erkeklere bir etki yapmaksızın artabilecekti. Rice, hem dişilerin artan yaşama gücü, hem erkeklerin azalan yaşama gücü nedeniyle—tam da karşıt birlikte evrim hipotezinin öngördüğü gibi—deney boyunca erişkinler içinde dişilerin oranının giderek arttığını gözlemledi.

İkinci bir deneyde, Rice erkeklerin evrimleştiği, ancak dişilerin evrimleşemediği deneysel sinek toplumları oluşturdu. (Erkekler her kuşakta, erkeğin kromozomlarıyla birleşmeyi engelleyen kromozom düzenlemesine sahip farklı, evrimleşmeyen bir soydan dişilerle çiftleştirilerek sadece erkek yavrular bir sonraki kuşak için alıkondu.) 30 kuşak sonra, kontrol toplumlarına karşılaştırıldığında erkeklerin başarımı artarken bu erkeklerle çiftleşen dişilerin ölüm oranları, belki de semenin artan

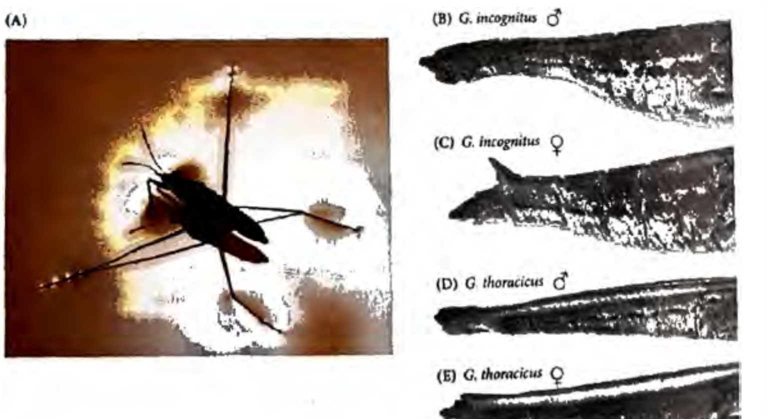


Şekil 14.13 Eşeyler arasında genetik çatışma için kanıt. (A) Sadece erkeklerin evrimleştikleri iki deneysel toplumdaki erkeklerin başarımının kontrol toplumlarındaki erkeklere oranla ölçüleri. Ölçüler net başarım (erkek başına oğul sayısı), daha önceden çiftleştikleri dişilerle yeniden çiftleşme oranı, ve sperm savunmasıdır (sonradan ikinci bir erkekle çiftleşmesine izin verilen bir dişinin yumurtalarını dölleme yeteneği). (B) Bu deneysel toplumlardan erkekler başka bir soydan dişilerle çiftleştirilince, dört kontrol toplumundan erkeklerle karşılaştırıldığında daha yüksek dişi ölümüne yol açtılar. (Rice 1996'dan.)

zehirlilik özelliğine bağlı olarak arttı (Şekil 14.13). Bu deney, erkek ve dişilerin sürekli olarak ama bir denge içinde evrimleştiklerini, ancak eğer eşeylerden birinin evrimi önlenmezse değişimi göremeyeceğimizi ortaya koymuştur.

Semen zehirliliği, erkeklerin eşleştikleri dişilere verdikleri zararın yalnızca bir örneğidir. Erkek yeşilbaş ördek gruplarının "zorlama çiftleşme" ile dişilerin boğulmasına yol açtığı ve tekrarlanan "travmatik çiftleşmeler" nedeniyle dişi tahtakurularının yaşam ve üreme şanslarının azaldığı bilinmektedir. (Erkek tahtakurusu üreme organıyla eşinin eşeysel açıklığını bulmak yerine karın çeperini deler: Stutt ve Siva-Jothy 2001.) Dolayısıyla, dişilerde erkeklerin çiftleşme çağrılarına karşı direnç evrimleşir ve bu direnç, erkeklerde dişilerin gönülsüzlüğünü aşmak için yeni özelliklerin evrimini —"KOVALAYAN EŞEYSEL SEÇİLİM" olarak adlandırılan bir dinamiği—sağlar (Holland ve Rice 1998). Örneğin, erkeklerin dişileri çiftleşmeye zorladığı su gezgini türleri arasında, erkeklerin dişileri sıkıca tutmalarına yarayan özelliklerin evrimi, dişilerin erkeklerin kavramasından kurtulmalarına yarayan değişikliklerle el ele gitmiştir (Şekil 14.14).

Kovalayan seçilimde, erkekler daha parlak renkler veya daha karmaşık bir şarkı gibi giderek güçlenen uyarılar evrimleştirerek gönülsüz dişileri onlarla çiftleşmeye teşvik ederler. Böyle durumlarda, daha incelikli erkek özellikleri, dişiler onları yeğlediğinden değil, dişiler daha az incelikli özelliklere direnç gösterecek şekilde seçildikleri için ortaya çıkarlar. Eğer bu hipotez doğruysa, erkekler geçmişte çiftleşmek için işe yarayan ama zamanla bu niteliğini yitiren özellikler biriktirebilir. Örneğin kılıçkuyruğun kılıcının türdeş dişileri, kılıç-



Şekil 14.14 (A) Su yüzeyinde yaşayan *Gerris* cinsi su gezginlerinde erkekler dişilerle zorla çiftleşir. (B, C) *G. incognitus* türünde erkeğin karnında abartılı kavrayıcı uyarlanımlar (yayılmış, yassı genital bölütler ve dişinin karnında da çiftleşme öncesinde erkeğin kavrayışını zorlaştıracak yapılar (uzun, dik karın dikenleri; kıvrık karın ucu) bulunur. (D, E) Yakın akraba *G. thoracicus* türü ise bu uyarlanımların evrimleşmediği atasal durumu yansıtır. (A www.photolibrary.com; B-E Arnqvist ve Rowe 2002'den.)

sız akraba *Priapella* dişilerine oranla daha az uyardığı şeklindeki şaşırtıcı gözlemi anımsayın. Bu, eğer *Priapella*'da hâlâ belirgin olan kılıçlara yönelik atasal çekim, kılıç evrimleştikten sonra dişi direncine dönüşmüşse tam beklediğimiz bir sonuçtur. Benzer biçimde, kurt örümceği *Schizocosa ocreata*'nın bacaklarındaki fırça gibi kıllar, yakın akrabası *S. rovneri*'de (bkz. Şekil 14.9C) bulunmadıklarına bakılırsa sonradan edinilmiş bir erkek özelliğidir. Bacaklarındaki kıl fırçaları yapay olarak arttırılmış, genişletilmiş veya kazınmış erkekleri kur yaparken gösteren video görüntüleri dişi örümceklere gösterildiğinde, bu manipülasyonlar *S. ocreata* dişilerinin çiftleşme isteğini etkilemezken, fırça eklemek kendi bacaklarında normalde böyle bir yapı olmayan diğer türün dişilerinin çiftleşme isteğini önemli ölçüde arttırmıştır (McClintock ve Uetz 1996). Bu bulgular erkeklerdeki fırçaların *S. ocreata* türünde dişileri uyarmak için evrimleştiği, ancak daha sonra dişilerin bu karaktere direncinin evrimleştiği hipoteziyle uyumludur.

Toplumsal Etkileşimler ve İşbirliğinin Evrimi

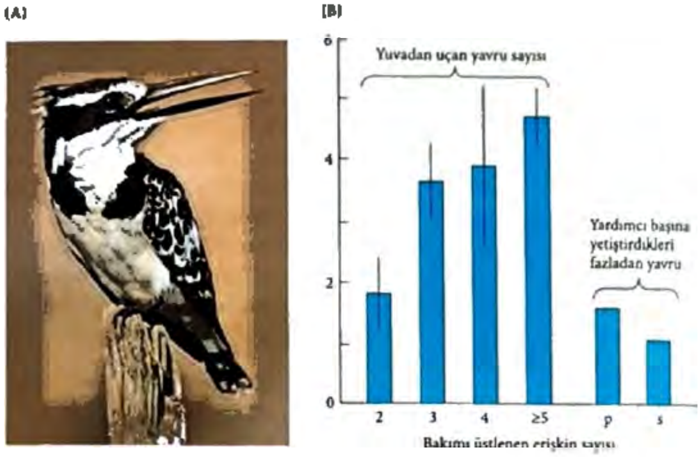
Gördüğümüz gibi, Darwin'in doğal seçilim kuramı *bireysel* yarar üzerine kuruludur: Toplumdaki diğer bireylere kıyasla bir bireyin başarımını yükselten—"bencil"—özellikler eğer sonraki kuşağa aktarılabilirlerse sıklıkları artar. Bu yönüyle işbirliği içeren etkileşimler, doğal seçilim yoluyla evrime ters düşer gibi gözükür ve açıklama isterler. 1960'lara kadar evrimsel biyologlar işbirliğinin—özellikle de özgeciliğin—topluma ya da türe faydası olduğu için, yani grup seçilimi yoluyla evrimleştiğini düşünürlerdi. İşbirliği üzerine çağdaş araştırmalar (ki grup seçilimini çoğunlukla reddederler) büyük ölçüde William Hamilton'un (1964) akraba seçilimi kuramına ve George Williams (1966) tarafından en güçlü şekilde dile getirilen, grup seçiliminin bireysel seçilimden daha zayıf bir süreç olduğunu fikrinin anlaşılmasına dayanır (bkz. 11. Bölüm).

İşbirliği ve özgecilik kuramları

Sahibine zararlı ama diğer bireylere yararlı görünen karakterler, dört ana bireysel seçilim hipotezi sınıfında açıklanmıştır: *Manipülasyon, bireysel avantaj, karşılıklama* ve *akraba seçilimi*.

MANİPÜLASYON. Bir vericinin alıcıya yardım etmesi, bu davranışın uyumsallığından değil sadece vericinin manipüle edilmiş ya da buna zorlanmış olmasından kaynaklanabilir. Örneğin, sığırkuşları ve bazı guguklar gibi kuluçka asalakları, yumurtalarını başka kuşların yuvaların bırakırlar. Bu kuşların yumurtaları veya yavruları genellikle konak kuş türününkilere benzer. Asalak yavru, onların öz yumurta ve yavrularını imha etse bile konak ana-babasının ona bakmasını başarır (bkz. 18. Bölüm). Kuluçka asalaklığı hem tür içinde, hem türler arasında olabilir: Yuvadaki yavruları besleyen bir çift kuş çoğu zaman sadece kendi öz yavrularını değil, (yukarıda belirtildiği gibi, eş-dışı döllenme sonucu olarak) başka babadan veya (gizlice başka bir dişinin yuvasına bir-iki yumurta bırak) başka anadan olanları da beslemektedir. Öyle görünüyor ki ana-babalar kendi yumurta veya yavrularını başkalarından olma yumurta ve yavrulardan ayırt edememektedirler.

BİREYSEL YARAR. İşbirliği davranışı çoğu zaman sadece bireye bir yarar sağladığı için evrimleşir. Örneğin bir sürüye katılmak, sayıların çokluğu nedeniyle avcılardan korunma sağlar. Genellikle her birey için, diğer grup üyelerini avcı saldırısına karşı bir kalkan gibi kullanabileceği konuma, yani sürünün merkezine olabildiğince yakın olmak avantajlıdır. Bu davranışın sonucu olarak sürü daha yoğunlaşır ve birleşir (Hamilton 1971). Bazı kuşların, örneğin Alaca Yalıçapkınların eşleşmemiş bireyleri akrabalığı bulunmayan üreyen çiftlere yavrularını yetiştirmede yardım ederler (Reyer 1990), çünkü en iyi eş edinme şansını yardım ettikleri eşlerden birisinin ölümü durumunda kazanırlar (Şekil 14.15). Aralarında akrabalık bulunmayan ve birlikte yuva inşa eden kağıtçı eşekarısı (*Polistes dominulus*) dişilerinde aralarından birisi saldırganca diğerleri üzerinde baskı kurar ve üremelerini engeller; ancak



Şekil 14.15 (A) Alaca Yalıçapkını (*Ceryle rudis*). (B) Onlara bakan erişkin sayısının bir fonksiyonu olarak yavru alaca yalıçapkınlarının yaşama şansı. İkiden fazla erişkin grupları erkek yardımcıları da içerir. Ana-babaların yardımcı olmaksızın yetiştirdiği yavruların üstünde ve ötesinde, yardımcı başına yuvadan uçan yavru sayısı birincil (p) ve ikincil (s) yardımcılar için sağda gösterilmiştir. (Fotoğraf © Tony Heald/naturepl.com; B Reyer 1990'dan.)

baskın dişiler ölebilirler ve bu durumda onun baskıladığı dişilerden birisi yuvayı ele geçirir ve üreme başarısına erişir (Queller vd. 2000). Bu yolla görünürdeki fedakarlık aslında gecikmeli de olsa bir çıkar sağlama yolu olabilir.

The Defiant Ones (1958) filminde Tony Curtis ve Sidney Poitier birbirlerine zincirle bağlı oldukları için, birbirlerinde hoşlanmasalar da işbirliği yapmak zorunda olan iki kaçak mahkumu canlandırmışlardı. Eğer bir grubun her üyesinin başarımı diğer üyelerinin—ya da bir bütün olarak grubun—başarımına bağlıysa, işbirliği yapması açıkça her bireyin çıkarınadır. Bu ilke, birçok biyolojik bağlamda önem taşır; belki de en basit işbirliği örnekleri bir hücredeki genler ve bir canlıdaki hücreler arasında olanlardır. Eğer hücre ölürse, içindeki genler de ölür; eğer canlı ölürse tüm hücreleri de ölür. Böylece, hücre veya canlı gibi daha üst düzeyde seçilim, bencilce grubun yaşama şansını azaltan "haydut" veya "kaçak" genleri ortadan kaldırır. Aynı zamanda, ortaya çıktıklarında bu gibi haydut genleri baskılayan veya yokeden mekanizmaları yeğler. Bölümün ileriki kısımlarında bu ilkenin açık örneklerini göreceğiz.

KARŞILIKLAMA. Gecikmeli yararlar **karşılıklı özgecilik** hipotezinde de yer alır: Eğer yardım edilen birey gelecekte bunun karşılığını verecekse, diğer bir bireyin ona yardım etmesi yararlı olabilir (Trivers 1971). Örneğin, memelilerin kanlarını emerek beslenen vampir yarasaları (*Desmodus rotundus*) gündüzleri, bir gece önce başarılı olan bireylerin bazen başarısız olanlarla besinlerini paylaştıkları gruplar halinde geçirirler. Alıcılar, daha ilerideki bir zamanda bu yardıma karşılık verirler (Wilkinson 1988). Bu tip bir işbirliği sadece belli koşullarda evrimleşir çünkü kandırılmak her zaman olasıdır (Axelrod ve Hamilton 1981).

Karşılıklı özgecilik kuramı, ilk defa Sandra Vehrencamp (1983) tarafından geliştirilen, daha genel ÇARPIK ÜREMENİN İŞLEMSEL MODELİ'nin bir parçasıdır. Ana fikir, baskın bireylerin daha az baskın olanların yardımından faydalanacağı ve "geri ödemeyi" bu yardımcıların grubu terkedip tek başlarına ürediklerinde erişeceklerinden birazcık daha fazla üremelerine izin vererek yaptıkları şeklindedir. Bu fikri destekleyen oldukça çok kanıt vardır (Keller ve Reeve 1994, 1999). Örneğin, baskın bir cüce kuyruksüren (Afrika'da yaşayan sansar benzeri bir etçil) sosyal düzende altında bulunan yaşlı bireylerin üremesini genç bireylerden daha az baskılar. Model, yardımcılar yaşlandıkça başka bir gruba geçip üreme şansları arttacağından, baskın bireylerin onlara grubun üremesinde daha fazla yer vererek kalmalarını sağlamalarını öngörür (Creel ve Waser 1991). Sezgilerimize ters düşecek bir biçimde, model üremedeki çarpıklığın derecesinin (yani grup üyeleri arasında üreme başarısında görülen eşitsizliğin), baskın bireyler ve yardımcıları arasındaki akrabalık ilişkisi yükseldikçe artacağını öngörür, çünkü yakın akraba olan yardımcılar zaten baskın akrabalarının üremesine yardım ederek kazandıkları kapsayıcı başarım sayesinde "ödüllerini" almışlardır. Eşekarılarından aslanlara kadar değişen bir yelpazeden türler bu öngörüye uyarlar.

Akraba bireyler arasındaki etkileşimler

Bu bölümün başlangıcında, türdeş bireyler arasında işbirliğinin en önemli açıklamalarından biri olan yakın seçilimi kavramını sunmuştuk. Akraba seçiliminin işlemesi için, bireylerin başkalarına sundukları yararları akraba olmayanlardan çok akrabalara yöneltmeleri gerekir. Bu iki yolla gerçekleşebilir. Birincisi, birçok hayvan en azından akraba olanla olmayanı ayırtedebilir ve onlara buna göre davranır (Sherman vd. 1997). İkincisi, toplum öyle yapılandırılmış olabilir ki en azından özgecil davranışın gerçekleştiği yaşam döneminde, etkileşen bireylerin akraba olması şansı daha yüksektir. Örneğin, yuvadaki bir yavru, ortalama olarak, yabancı bireylerdense kardeşleriyle etkileşim içinde olacaktır. Böylesi bir toplum yapısı, bireylerin yayılma zamanından önce rastgele karışmış halde olmamasını gerektirir.

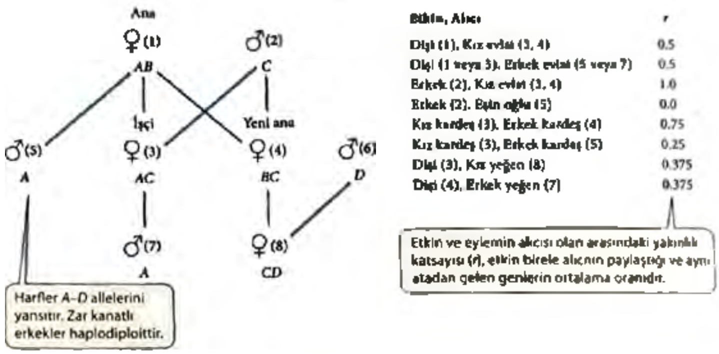
YAKIN TANIMA VE YAMYAMLIK. Birçok hayvan türü, kendi türünden olan daha küçük bireyleri ya da (yumurtalar gibi) yaşam döngüsünün nispeten savunmasız dönemlerini yer (Pfennig 1997). Bu gibi türlerin çoğu akrabayı akraba olmayandan ayırabilir ve akraba olanları yeme olasılığı daha düşüktür. Örneğin, kazıcı kurbağa *Scaphiopus bombifrons* iribaşları, yaşamlarının ilk dönemlerinde bitki ve çürüntüyle beslenirlerse hepçil olarak büyürler, ama başından hayvansal besinle tanışırlarsa iri ve sert gaga gibi bir ağza sahip olan etçil yamyamlar olarak büyürler. Hepçil olanlar daha çok akrabalarıyla birlikte vakit geçirirken etçiller bunun tersini yaparlar. Dolayısıyla, eşit şans verildiğinde etçiller kardeşlerini değil de akrabalıkları olmayan bireylerle beslenirler.

ÜREMEDE İŞBİRLİĞİ. Birçok kuş, memeli ve balık türünde, yavrular sadece ana-babaları tarafından değil, fizyolojik olarak üreyebildikleri halde üremeyen diğer bireyler tarafından yetiştirilirler. Böyle kuş türlerinin çoğunda yardımcılar, çekişme sonucunda eş ya da üreme bölgesi bulamamış genç erkeklerdir. Üremede işbirliğini, çoğu kez yardımcılar ana-babalarına yardım ettikleri için aralarında yakın seçiliminin de olduğu bir çok etken açıklayabilir (Emlen 1991; Cockburn 1998).

Hans-Ulrich Reyer (1990) ilişkilerini ve davranışlarını izleyebilmek için bireysel olarak işaretlediği alaca yalıçapkınlarını (*Ceryle rudis*) çalıştı. Yavruların bakımının genellikle sadece üreyen çift tarafından değil, aynı zamanda, hem ana-babalarına yardım eden "birincil yardımcılar", hem üreyen çifte akraba olmayan "ikincil yardımcılar"ın oluşturduğu bir veya daha fazla genç, eşleşmemiş erkek kuş tarafından üstlenildiğini kaydetti. Üreyen erkek öldüğünde ikincil yardımcının onun yerini alması olasıdır ve böylece yardım etmekle doğrudan uyumgüçlerini arttırırlar. Birincil yardımcılar ise kardeşlerinin yaşama şansını arttırarak dolaylı başarımlarını arttırırlar (bkz. Şekil 14.15).

SOSYAL BÖCEKLER. Fedakarlığın en aşırı şekli, (genellikle kendi anaları veya ana-babaları olan) üretken bireylerin yavrularını yetiştirmeyi üstlenen, çoğunluğu kısmen veya tamamen kısır bireylerde (işçilerden) oluşan ÖSOSYAL hayvanlarda görülür. Ösosyallik bir tür memelide (çıplak körfare *Heterocephalus glaber*), bütün termitlerde (Isoptera), birçok zarkanatlıda (Hymenoptera), ve birkaç diğer böcek türünde rastlanır (Wilson 1971; Crozier ve Pamilo 1996; Bourke ve Franks 1995; Keller 1993).

Ösosyallik, Hymenoptera takımına ait eşekarıları, diğer arılar ve karıncalarda birçok kere, birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bütün ösosyal zarkanatlılarda dişiler çiftleşmeyen dişilerdir. Bu böcekler HAPLODIPLOID olduklarından, yani diploid dişiler döllenmiş, haploid erkekler ise döllenmemiş yumurtalardan geliştikleri için, yakın seçiliminin rolü ve sosyal etkileşim araştırmalarında özellikle önemli yer tutmuştur. Bu özelliğin sonucu olarak, akrabalar arasındaki **yakınlık katsayısı** (*r*) diploid türlerde olduğundan farklıdır (Şekil 14.16). Diploid türlerde *r* hem ana-baba ve yavruları, hem ana-baba bir kardeşler arasında 0.5 iken, dişi bir zarkanatlı kızkardeşine ($r = 0.75$), kızına ($r = 0.5$) ve hele oğluna ($r = 0.25$) olduğundan daha yakındır. Tek bir döllenmiş anası olan kolonide, bir dişinin (işçinin) enerjisini kızlarını yetiştirmek yerine üretken kızkardeşlerini (gelecekteki anaların) yetiştirmeye harcaması kapsayıcı başarımı arttırabilir. Böylece, yakın seçiliminin

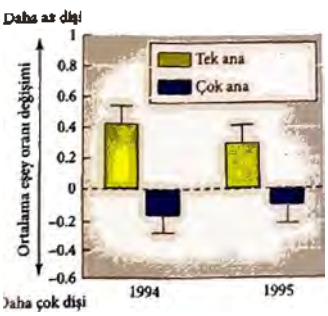


Şekil 14.16 Karınca gibi bir zarkanatlı türünde, kolonide tek döllenmiş ana olduğu varsayılarak, akrabalar arasındaki bazı yakınlık katsayıları. Soykütüğündeki bireyler çizelgedeki gibi numaralandırılmış ve herbirine ait olası genotiplerin biri A–D alellerini temsil eden bir harfle gösterilmiştir. Yakınlık katsayısı (r), etkin bireyin genlerinin anası ya da babasından gelen oranını (0.5 veya 1.0) bulduktan sonra, aynı genin bir kopyasının alıcıya da aktarılmış olma olasılığı ile çarparak ve bu çarpımları etkin bireyin bir veya iki ebeveyni üzerinden toplayarak hesaplanır. Kızkardeşlerin birbirine ana ve yavrularından daha yakın olduğuna dikkat edin. (Bourke ve Franks 1995'ten.)

bir zarkanatlı kolonisindeki bireyler arasındaki etkileşimleri şekillendirdiği düşünülmekte. Hymenoptera'da görülen haplodiploid özelliğin bu böceklerde ösosyalliğin evrimleşmesine yolaçtığı varsayılmaktadır (Hamilton 1964).

Akraba seçiliminin rolü, Triver ve Hare (1976) tarafından önerilen, *analar ve işçiler arasında çatışma* kuramı ile sınanmıştır. Her ikisine de eşit yakınlıkta (r = 0.5) olduğu için, ananın başarımı, üreyen oğullara ve kızlara eşit yatırım yapması durumunda maksimize olacaktır (eşey oranın evrimi üzerine 12. Bölüm'e bkz.). Ancak işçilerin kapsayıcı başarımı, yetiştirdikleri üreyebilen bireylerin ¾'ünün kızkardeşleri (r = 0.75), ¼'ünün erkek kardeşleri (r = 0.25) olmaları halinde maksimize olacaktır. Ana, üreme yollarında depoladığı spermle hangi yumurtalarını dölleyip döllemediğine göre yeni yumurtalarda eşey oranını kontrol edebilir. İşçiler, yavrunun üreyen bir anaya mı yoksa kısır bir işçiye mi dönüşeceğini ona verecekleri besinle belirlerler. Bu yolla, işçiler erişkin üreyebilen kardeşlerinin eşey oranını, erkek kurtçukları aç bırakarak ve dişi kurtçukların ne oranda anaya dönüşeceklerini belirleyerek kontrol edebilirler. Eğer yakın seçilimi işçilerin davranışlarını şekillendirmişse, tek analı bir kolonide üreyebilecek yavrularda eşey oranının 0.75'e (3:1 dişi:erkek) doğru kaymasını bekleriz. Birden fazla ana olan kolonilerde (hepsi öz kızkardeşler olmadıklarından) o yıl yetiştirdikleri yavrularla yakınlık katsayıları 0.75'den düşük olacaktır; bu da eşey oranının 0.5'e (1:1) yakın olması sonucunu doğurur.

Birçok veri bu öngörüleri desteklemektedir (Bourke ve Franks 1995; Crozier ve pamilo 1996). Karıncaların tek analı kolonilerinde eşey oranı, çok analı kolonilere kıyasla 3:1'e daha yakındır; öte yandan yakaladıkları başka türden karıncaların kolonilerinde kendi kurtçuklarını yetiştirmede kullanan köleci karıncalarda ise bu oran neredeyse tam 1:1'dir. Kölelerin, sahiplerinin genetik başarısında hiçbir çıkarları yoktur, bu yüzden yetiştirdikleri yavruların eşey oranına müdahale etmezler. Dahası, orman karıncası (*Formica exsecta*) kolonilerinde işçilerin eşey oranını yakın seçilimi kuramının öngördüğü gibi manipüle ettikleri gösterilmiştir (Sundström vd. 1996). Her kolonideki yumurtalar için benzer eşey oranları geçerli olsa da, pupa aşamasındaki eşey oranları tek analı kolonilerde dişiler lehine, çok analı kolonilerde ise—anaların işine gelecek şekilde – erkekler lehine değişir (Şekil 14.17). Yakın seçilimi bu gözlemlerin tek açıklaması olmamakla birlikte (Mehdiabadi vd. 2003) şimdilik en olası olanıdır.



Şekil 14.17 Akraba seçiliminin öngördüğü gibi, zarkanatlı kolonilerinde işçilerin kendi kapsayıcı başarımlarını arttırmak için eşey oranını manipüle ettiklerinin kanıtı. Çubuklar, tek analı ve herhangi bir işçinin çoğu yavruya akraba olmadığı çok analı kolonilerde dişilerin oranının yumurta ve pupa aşamaları arasındaki değişimini gösterir. (Sundström 1996'dan.)

Genetik Bir Savaş Alanı: Çekirdek Aile

İlk bakışta, ana-babanın başarımı yaşayabilen yavrular üretmeye bağlı olduğundan, aile içi ilişkilerin işbirliğinin doruğunu oluşturacağı düşünülebilir. Ne var ki, evrim biyologları zamanla bu ilişkilerin potansiyel çatışmalar içerdiklerini, üreme davranışlarında ve canlıların yaşam tarihçelerinde varolan çeşitliliğin çoğunun çatışma ve işbirliği arasındaki dengeden kaynaklandığını anlamaya başladılar. (Sırası gelmişken, bazı hayvan türlerinde aile üyelerine yönelik davranışlar 11. Bölüm'de dikkat çektiğimiz gibi, doğal seçilimde ahlaki bir kaygı bulunmadığını açıkça ortaya koyar.)

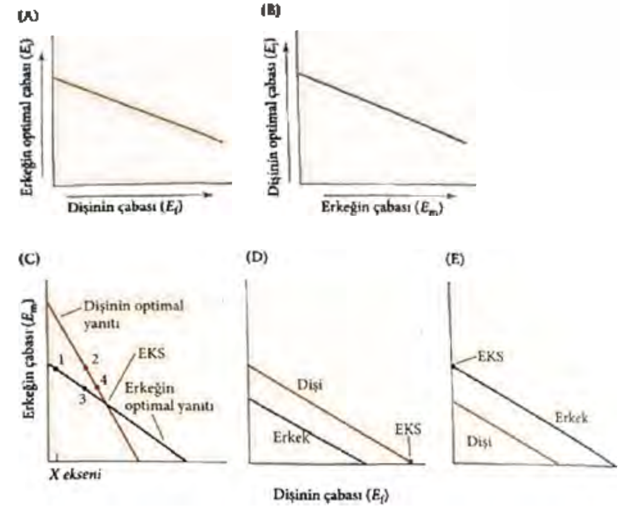
Eşleşme sistemleri ve yavru bakımı

Ana ve babanın herhangi birinin ya da her ikisinin birden yavrularla ilgilenmesi, hayvan türleri arasında büyük ölçüde değişkendir; bu bilgi, kısmen EŞLEŞME SİSTEMİ'ni, yani bireylerin kaç eşi olduğunu ve eş bağı kurup kurmadıklarını yansıtan örüntüyü belirler (Clutton-Brock 1991, Davies 1991). Yumurtaları avcılardan korumak veya yavruları beslemek gibi eylemleri içeren yavru bakımı, yavruların yaşama şansını, dolayısıyla ana-babanın (ve yavruların) başarımını arttırır. Ama yavru bakımının aynı zamanda bir maliyeti de vardır. Risk içerir ve ana-babanın belki daha fazla üreme için kullanabilecekleri enerji ve zamanı harcar (bakım olmasa bir dişi daha fazla yumurta yapabilir, bir erkek daha fazla eş bulabilir).

Çoğu hayvan türünde ne ana, ne de baba yumurtalara ya da yavrulara bakmaz ve özellikle uzun yaşayan türlerde eşeylerden birisi ya da her ikisi birden fazla eşle eşleşirler (BAĞ KURMAKSIZIN EŞLEŞME). Birçok kuş ve memeli türünde ise, yavrulara dişiler bakar ama erkekler bakmaz ve birden fazla dişiyle eşleşebilir (POLİGİNİ, ÇOK (DİŞİ) EŞLİLİK). Bazı balık ve kurbağalarda ve bir-iki kuş türünde sadece erkekler yumurtaları bekler veya yavrulara bakarlar ve bu türlerden bazılarında da dişiler farklı erkeklerle çiftleşip yuva kurabilirler (POLİANDRİ, ÇOK (ERKEK) EŞLİLİK). (Bu deyimler Yunanca *polys* "çok", *gyne* "kadın" ve *andros* " erkek" sözcüklerinden gelmektedir.) Kuş türlerinin çoğunda, bazı memelilerde ve bokböcekleri gibi birkaç böcek türünde dişi ve erkek "sosyal tekeşlilik" denen bir eş bağı kurarlar ve yavrularına birlikte bakarlar. (Ne var ki, bu bölümde önceki kısımlarında gördüğümüz gibi, böyle birçok kuş türü sık sık "eş-dışı çiftleşmeler" yaşarlar ve cinsel açıdan tekeşli değildirler. Dişiler de birşeyin farkında olmayan başka ana-babaların yuvalarına yumurta bırakarak kendi üreme başarılarını arttırabilirler.)

Bir eş bağı içindeki erkek ve dişiden her biri, varolan yavrularına bakma veya daha da fazla yavru yapma seçeneklerinin bir kombinasyonu yoluyla kendi başarımını maksimize edecektir. Her iki eşin de yavrulara baktığı bir türde, her eş diğerine bakım yükünü olabildiğince bıraktığı ölçüde kârlı çıkacaktır—yeter ki yavrularının ölümünden doğacak başarım kaybı, yeni eşleşmelerden edineceği yavruların ona kazandırdığından fazla olmasın. Eğer yavruların yaşama gücü sadece bir tek eş bakımlarını üstlendiğinde, her iki eşin üstlendiğindekine oranla fazla düşük değilse, seçilim yavruların bakımını eşine bırakıp, yuvayı terkeden dişileri (ya da tam tersini) tercih edecektir (Şekil 14.18). Böylece, eşler arasında hangisinin bağ kurmaksızın çiftleşeceği, hangisinin yumurtalara veya yavrulara bakacağı konusunda bir çatışma çıkar. Seçilim, yavru bakımının (gelecekteki üreme olanaklarının kaybı anlamında) daha maliyetli olduğu eşeyin görevi bırakmasını yeğler. Öte yandan, eğer yavruların yaşama şansı yavru bakımına çok kuvvetle bağımlıysa, her iki eşin sosyal tekeşlilik ilişkisi içinde yavruların bakımı görevini paylaşarak uyumgüçlerini maksimize edebilirler.

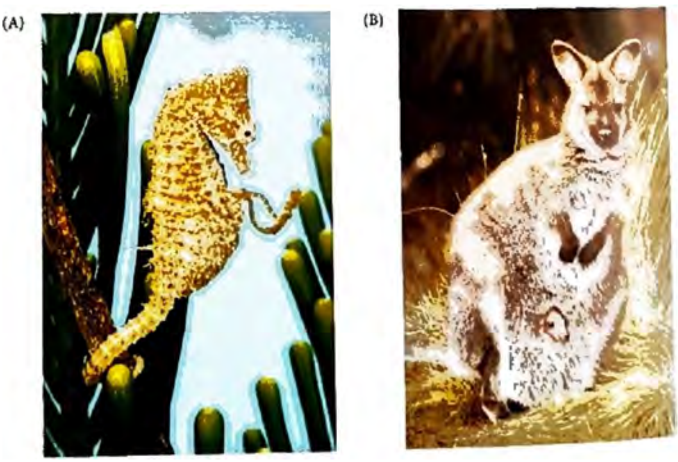
Bu kuram, yavru bakımının kuşlar ve memelilerde neden genellikle sadece dişi ya eşlerin her ikisi tarafından, balık ve kurbağalarda ise neden genellikle sadece erkekler tarafından sağlandığını açıklayabilir (Clutton-Brock 1991; Şekil 14.19). Balıklar ve kurbağalar yumurtalarını veya yavrularını korurlar, ama onları beslemezler. Erkekler birden fazla dişiyle eşleşip hepsinin yumurtalarını birden bir yuvada koruyabilirler; böylece, yeniden üremeleri ancak yumurta üretimi sonucunda kaybettikleri büyük kaynakları tazelemeleri durumunda gerçekleşen dişilere göre daha düşük bir maliyet öderler. Yavrularını beslemeleri gereken kuşlar ve memelilerde



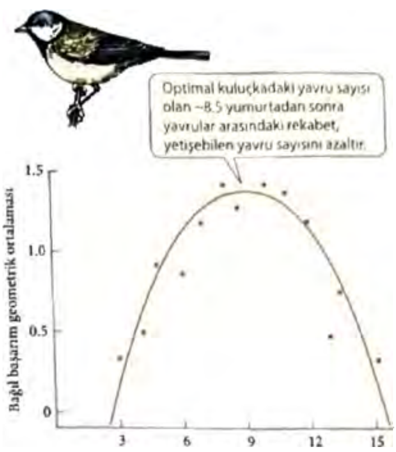
Şekil 14.18 Yavru bakımının bir EKS modeli. (A, B) Eşi daha fazla çaba harcadıkça, her eşeyin bakıma optimal katkısı azalır. (C) Erkek ve dişiler için çizgiler birlikte gösterilmiş. Kesiştikleri nokta EKS, evrimsel açıdan kararlı stratejiye karşılık gelir. Örneğin, toplum dişinin katkısı (E_f) X değerinde başlarsa, erkeğin katkısı (E_m) 1. noktada evrimleşir; ama optimal E_f, dişinin optimalite hattı üzerindeki 2. noktadadır. E_f 2. noktaya evrimleştiğinde E_m 3. noktaya doğru evrimleşir; ama bu sefer de E_f 4. noktaya doğru evrimleşir. Sonunda, E_f ve E_m ne olursa olsun kesişme (EKS) noktasında buluşurlar. (D, E) Eşeyler için optimalite hatlarının kesişmediği ve EKS'nin bakımın sadece dişi (D) veya erkek (E) tarafından üstlenileceği koşullar düşünmek mümkündür. (Clutton-Brock ve Godfray 1991'den.)

ise, erkek tek bir aile yetiştirirken harcadığı sürede potansiyel olarak birçok yeni eşleşme gerçekleştirebileceği için, yavru bakımı erkekler için dişilere göre daha yüksek bir maliyet taşır.

Başka herşey eşitse, yavru bakımı için doğal seçilimin şiddeti, bakıcının gerçekten kendi yavrularına (yani genlerini taşıyan yavrulara) bakması olasılığıyla orantılıdır. Örneğin, erkeklerin bakımı üstlenmesi, erkeğin—sıkça eş-dışı çiftleşmeler görülen türlerde oldukça düşük olması beklenen—"babalık güvencesi" ile orantılıdır (Whittingham vd. 1992). Dağbülbülü (*Prunella modularis*) değişken bir eşleşme sistemine sahip bir ötücü kuştur: Bazı bireyler tekeşli çiftler, bazıları da çokeşli üçlüler (iki dişi ve bir erkek, poligini; veya iki erkek ve bir dişi, poliandri) oluştururlar. Her ne kadar erkek üreme başarısı poligini yoluyla maksimize olsa da, dişiler için üçlü poliandri ilişkisinde en yüksek başarıya ulaşılır; eşleşme sistemindeki ısrarlı çeşitliliğin nedeni bu olmalıdır. Poliandri ilişkisindeki erkeklerin her biri, sadece dişiyle onun döllenmeye açık döneminde geçirdikleri zaman oranında yavru bakımına katkıda bulunurlar; herhalde bunu yavruların babası olmaları olasılığının bir ölçüsü olarak alırlar (Davies 1992). Bazı başka türlerde, erkekler kendilerinden olma olasılığı düşük yavruları öldürür ya da uzaklaştırırlar. Bir başka deyimle, bir sonraki konumuz olan YAVRU KIRIMI gerçekleştirirler.



Şekil 14.19 Yavru bakımı. (A) Doğum yapan bir Avustralya denizatı (*Hippocampus breviceps*) erkeği. Bu türün erkekleri gelişen yavruları keselerinde taşıyıp gözetirler. (B) Dişi bir kızıl-boyunlu valabi (*Macropus rufogriseus*) tek yavrusunu kesesinde taşır. (A © Paul A. Zahl/Photo Researchers, Inc; B © John Cancalosi/naturepl.com)



Şekil 14.20 1960-1982 arasında Oxford'da (İngiltere) bir Büyük Baştankara (*Parus major*) toplumunda bir seferde yapılan yumurta sayısına bağlı tahmini başarım. Başarım, belli bir kuluçkadaki yumurta sayısı için bir sonraki üreme mevsimine yaşayabilen yavru sayısının geometrik ortalaması olarak hesaplanmıştır. (Geometrik ortalama yıldan yıla değişmeleri dikkate alır; örneğin, besinin az olduğu yıllarda çok sayıda yumurta olan yuvalarda ölüm oranı orantısızca yüksektir.) (Boyce ve Perrins 1987'den)

Yavru kırımı, düşük yapma ve kardeş kırımı

Kendi türünden genç bireyleri öldüren bir bireyin başarımının arttığı bazı durumlar vardır (Hausfaster ve Hrdy 1984; Clutton-Brock 1991; Borries vd. 1999). Örneğin, yavru kırımı eşeysel olarak seçilebilir. Aralarında aslanların bazı primat ve kemiricilerin de olduğu birçok memeli türünde, eşleşmiş bir erkeği yerinden eden erkekler, ondan olma yavruları öldürürler. Bu yolla, katil erkek daha çabuk kendi yavrularına sahip olur, çünkü dişiler yavru emzirmiyorlarsa daha çabuk kızgınlığa gelerek doğurgan olurlar. Yabani langur maymunları (*Presbytis entellus*) üzerine yapılan DNA çalışmaları, bebekleri öldüren erkeklerin aynı anadan daha sonra olma yavruların babası olduklarını göstermiştir (Borries vd. 1999).

Ana-babalar bazen de bir seferde bakmak zorunda oldukları yavru sayısını uyumsal olarak azaltmak için yavru kırımına başvururlar. Başka her koşul eşit olduğunda, ana ya da babanın başarımı, erginliğe erişebilen yavrularının sayısıyla orantılıdır; bu da, bir batındaki yumurta veya yavru sayısının, ortalama bir yavrunun yaşama şansıyla çarpımına eşittir. Yavrulara bakıldığı türlerde, bir seferde birlikte büyüyen yavru sayısı arttıkça, örneğin besin çekişmesine bağlı olarak yaşama şansı düşer. Bu nedenle, örneğin, kuşlarda ana-babanın başarımını doruğa çıkaran yavru sayısı, çoğunlukla ananın yumurtlayabileceği en yüksek sayıdan daha azdır (Şekil 14.20). Dahası, aşırı kalabalık bir yavru grubunun bakımı, ana-babanın yaşama gücünü ve gelecekteki üreme şansını, kısacası başarımını yaşamboyu azaltabilir. Bu yönüyle, ana ya da babanın yavrularının sayısını optimal bir büyüklüğe (hatta sıfıra) indirmesi uyumsal olabilir. Örneğin, bazı fare türlerinde dişiler, besin kıtlığı varsa ya da doğurduğu yavru sayısı çok fazlaysa, yavrularının bir kısmını veya tamamını öldürürler. Benzer biçimde, besin azlığı ya da avcılar tarafından taciz edilmek, özellikle üreme mevsiminin başlarında (yani ana-baba başka bir yerde yuva kurabilecekse, birçok kuş türünün yuvayı terketmesine neden olabilir. Benzeri koşullarda tipik olarak bitkiler de, bazı yavrularının (tohumların) gelişimini durdurarak, ellerindeki kısıtlı kaynakları yaşama şansı yüksek az sayıda ama daha iri tohumlara yönlendirirler.

Bir yuvadaki kuş yavruları ya da aynı tırtılın içindeki asalak eşekarısı kurtçukları örneklerindeki gibi kardeşler aynı ortamı paylaşıyorlarsa, kısıtlı kaynaklar için aralarında aktif bir biçimde dövüşebilirler ve büyük yavrular küçükleri öldürebilir (KARDEŞ KIRIMI). Kardeş kırımı, kartallar ve sümsükkuşları gibi dişinin iki yumurta yaptığı, ancak yavrulardan birinin çoğu zaman ötekini öldürdüğü türlerde olağandır. (İkinci yumurta, birincisinin döllenmemiş olduğu durumlar için dişinin "sigortası" sayılabilir.) Baykuşlar ve balıkçıllar gibi başka türlerde, kardeş çelişmesinden kurtulan yavru sayısı besin miktarına bağlıdır (Şekil 14.21). Bazı köpekbalığı türlerinde, yavrular henüz ana rahmindeyken kardeşlerini yerler.



Şekil 14.21 Kahverengi sümsükkuşunda (*Sula leucogaster*) kardeş kırımı. Ana kardeşini yuvadan dışarı atmış iri bir yavruyu gölgeliyor. Ana-baba ölmekte olan yavruya aldırmaz. (J. Alcock'un izniyle.)

Ana-baba ile yavru arasında çatışma

Ana-babalar ve yavrular tipik olarak sundukları veya istedikleri optimal bakım düzeyi açısından farklıdırlar (Trivers 1974; Godfray 1999). Ana veya babanın bir yavru için harcadığı enerji yatırımı onun diğer (yani gelecekteki) yavru üretimin azaltabilir. Başka yavruların üretimi

hem ana-babanın, hem de her bir mevcut yavrunun başarımını arttırır. Ne var ki, ana-baba her yavrusuna eşit yakınlıkta ($r = 0.5$) olmasına karşın, bir yavruya yapılan bakım onun gözünde öz kardeşine ($r = 0.5$) yapılandan iki kat, ana bir baba ayrı kardeşine ($r = 0.25$) yapılandan dört kat daha fazla değerlidir. Dolayısıyla, yavruların, ana-babalarının onlara vereceği optimal bakım katkısından daha fazlasını edinmeye çalışmaları, böylece **ana-baba ve yavru arasında çatışma** oluşması beklenir. Evrim sonucunda, ana-babalarından fazladan kaynak almayı sağlayan özellikler gelişebilir; örneğin yavru sakarmekelerin (*Fulica americana*) tepelerinde çıkan kırmızı tüyler ana-babalarını onları beslemesi için uyarır (Lyon vd., 1994).

Bu bakış açısıyla, kardeş kırımı, öldürülen yavrunun ana-babasından çok katil kardeş için yarar sağlar; dolayısıyla, bir yavru öbürünü öldürürken neden ana-babanın müdahale etmediği şaşırtıcıdır (bkz. Mock 2004). Ancak ana-baba ve yavru arasında çatışma kuramı, kuş ve memeli yavrularının neden ana-babalarından onların vermeye "hevesli" olduğu kadarından daha fazlasını istediklerini ve ana-babaların neden zamanı gelince bakımdan (örneğin sütten) zorla kestiklerini açıklar. Belki de en iyi belgelenmiş bu tür çatışma, daha önce tartıştığımız, sosyal böceklerde analar ve işçiler arasında üretken yavruların eşey oranı üzerine olandır.

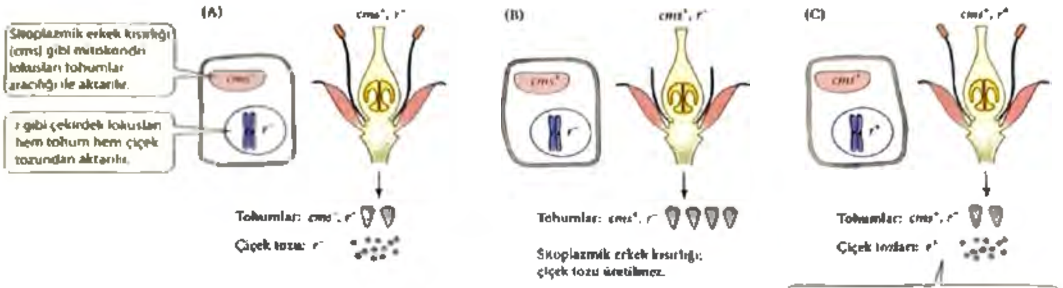
Genetik Çatışmalar

Tanıdık bir baharat olan kekik (*Thymus vulgaris*) ballıbabagiller ailesinin bir üyesidir. Bu ailedeki bazı diğerleri gibi, birçok kekik bitkisinin hem erkek, hem dişi organları olan erselik çiçekleri bulunur. Bazı kekik bitkilerindeyse erkek organlar yoktur; bunlar "erkek-kısır" ya da dişi bireylerdir. Erkek organın yokluğu bir mitokondri geni tarafından belirlenir. İlginç olanı, tüm kekik bitkilerinin bu "sitoplazmik erkek kısırlığı" (SEK) faktörünü taşımasıdır. Erdişilerde erkek işlevi bulunmasının nedeni, bir çekirdek kromozomu üzerinde bulunan ve SEK'i etkisizleştiren bir "telafi" geni bulundurmalarıdır. Daha da ilginci, tüm bireyleri hem SEK, hem telafi genlerini taşıyan erdişi kekik bitkilerinin varlığıdır. Neden bir gen, sadece bir başka gen tarafından etkisizleştirilmek için var olsun?

Bunun yanıtı, gen düzeyinde seçilimin bir sonucu olarak farklı genler arasında bir çatışma olduğudur. Böyle bir çatışma, bir genin diğer genlere göre (belki mayoz bölünme sırasında bir ayrışma üstünlüğüne bağlı olarak ya da mayoz bölünme kurallarına hiç uymadığı için) aktarım üstünlüğüne sahip olduğu durumlarda görülür. 11. Bölüm'de, onları taşıyan canlıya bir üstünlük sağladıkları için değil de sadece bir kuşaktan ötekine aktarılmaları kolay olduğu için sıklıkları artan bencil genler' olduğunu görmüştük. Buna farelerde görülen bir örnek, homozigotlarda kısırlığa veya ölüme yol açan, ama yine de indigemeli bölünme itkisiyle (meiotic drive) sıklığı artan *t* alelidir; öyle ki heterozigot erkeklerin %90'ından fazlasının sperminde taşınır. Kendilerini genomun diğer kısımlarından daha hızlı yayan böylesi "haydut" genler, başka lokuslarda, onların olumsuz etkilerini gideren genlerin evrimleşmesine olanak yaratırlar. Böyle bir durumda **genetik çatışma** olduğu söylenebilir (Hurst vd. 1996).

Bitkilerde sitoplazmik erkek kısırlığı bu gibi çatışmaların nasıl ortaya çıkacağına iyi bir örnektir (Şekil 14.22). Mitokondriler anayanlı aktarıldıkları için, erkek yavrulara oranla dişi yavruların sayısını arttırabilen her mitokondri alelinin sıklığı, eşey oranını 1:1'den saptırmayan alelinkine kıyasla artacaktır. Erkek-kısır bitkiler, erdişi olanlara göre daha fazla tohum üretirler çünkü çiçek tozuna gidecek protein ve diğer kaynakları tohum üretimine yönlendirebilirler. Böylece mitokondrilerce aktarılan *sek+* alellerinin sıklığı giderek artar. Bunun tersine, her bireyin bir anası ve bir babası olduğu için eşit eşey oranı oluşturan çekirdek alellerinin avantajlı olduğunu (12. Bölüm'den) hatırlayın. Bu açıdan bakınca, fazladan dişi üretimi çekirdek genleri için bir yarar yitimidir, çünkü erkek-kısır bitkilerde çiçek tozu olmadığından bir sonraki kuşağa aktarılmazlar. Böylece *sek+* genini etkisizleştiren bir çekirdek geni mutasyonunun sıklığı artacaktır. Böyle bir genin tek işlevi başka bir lokustaki bencil bir gene karşı durmaktır.

Sitoplazmik erkek kısırlığı örneğini gösterdiği gibi, mitokondri ve diğer sitoplazmik aktarılan genler sık sık çekirdek genleriyle çatışırlar. Örneğin, erkek değil



Şekil 14.22 Sitoplazmik erkek kısırlığının (SEK) evrimi ve erkek işlevinin geri getirilmesi. Çizimler bir çiçeği ve her genotipten bir hücreyi gösteriyor. (Basit olması için çekirdek haploid olarak resmedilmiştir.) (A) *sek* gibi mitokondri lokusları sadece yumurtalarla, *r* gibi çekirdek lokusları ise hem yumurta, hem sperm aracılığıyla sonraki kuşaklara aktarılırlar. (B) Bir *sek+* mutasyonu çiçek tozu üretimini yokeder ve bitkinin enerjisi ve kaynaklarının çiçektozları için ayrılmış payını tohumlara yönlendirerek tohum sayısını arttırabilir. Böylece *sek+* sıklığı artar. (C) Çekirdek genlerinin başarımı hem yumurtalar, hem spermler aracılığıyla aktarıldığı için, seçilim *sek+* alaelinin etkisini etkisiz kılan *r+* alelini yeğler. Toplumda *sek+* ve *r+* alelleri sabitlense bile fenotipik olarak atasal *sek-r-* toplumundan ayırt edilemez.

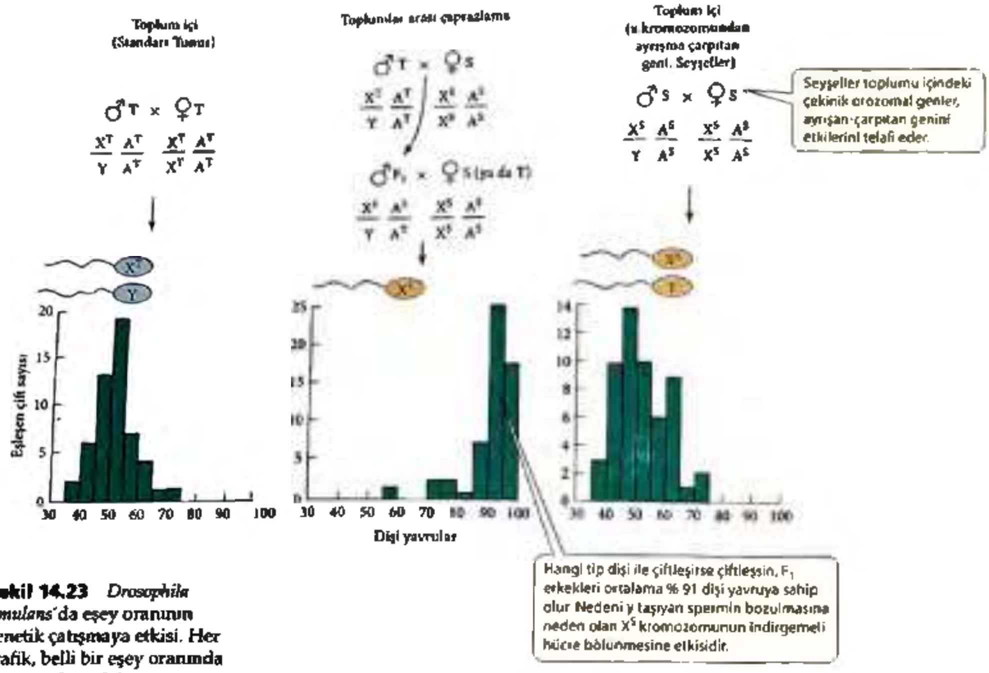
dişi başarımının artmasından yararlandıkları için eşeysel çatışmayı abartırlar (Zeh 2004): Spermlerin rekabet yeteneğini azaltan mitokondri genleri, eğer dişi başarımını arttırırsa sabitlenebilir.

Eşey oranını etkilemeleri nedeniyle, eşey kromozomları üzerinde ki genler de benzer biçimde genetik çatışmalara yol açabilir. Birçok türde, bir çiftleşmenin sonucunda doğan yavruların eşey oranını, yumurtaların ne kadarının X (kız olur) veya Y (erkek olur) taşıyan spermler tarafından döllendiği belirler. Mayotik itki yoluyla X-taşıyan sperm oranını arttıran, böylece eşey oranını bozan X kromozomuna bağlı genlerin aktarım avantajı ve sıklıkları artabilir. Bunu başarırlarsa, otozomal genler üzerinde, bu oranı tekrar 1:1'e çekerek en yüksek başarıma ulaşmayı sağlayan bir seçilim baskısı oluşur.

Seyşel Adaları'ndan gelme *Drosophila simulans* eşleşmelerinde yavruların eşey oranı 1:1'dir, ama Seyşeller'den bir dişi ve dünyanın başka bir yerinde gelme bir erkekten olma melez F_1 erkeklerin, belirgin şekilde fazla dişi yavrusu olur (Şekil 14.23). Bu çarpık eşey oranı, Seyşeller sineklerinin X kromozomlarında bulunan ve erkeğin Y yüklü spermlerinde bozulmaya sebep olan *ayrışma-çarpıtan* geni nedeniyledir. Bu kromozomun etkisi normalde görülmez çünkü Seyşeller toplumunda çarpıtmayı engelleyen çekinik otozomal genler de vardır. *D. simulans*'ın diğer toplumları hem X üzerindeki *çarpıtan*, hem de onu bastıran alellerden yoksun olduklarından, *çarpıtan* geninin etkileri bu genetik temeldeki bireylerle çaprazlandığında ortaya çıkar. Seyşeller'de ve *çarpıtan* geninin sıklığının arttığı diğer bölgelerde, onu etkisiz kılan otozomal genler lehine seçilim olmuştur (Atlan vd. 1997).

Genetik çatışmalara vereceğimiz son örnek şaşırtıcı olabilir: İnsanlarda ve diğer memelilerde gebelik (Haig 1993, 1997). Burada, ana, baba ve yavru(lar) arasında beklenen işbirliği ilişkisine, ana ve yavrusu arasındaki ve her iki eşin yavru üzerinde oynadığı çatışmalar nedeniyle gölge düşmüştür.

Sonra doğacak yavruları için bir miktar kaynak ayırmakla, ana yavrusuna oranla daha fazla yarar elde edeceğinden, yavrusunun anasının vermeye razı geleceğinden daha fazlasını talep etmesinin beklendiğini daha önce görmüştük. İnsan cenini ve anne arasındaki bazı etkileşimler bu öngörülere uyar. Örneğin, hamile anneler—tam da cenine şeker sağlamak için insülin değerlerini azaltmalarını beklediğiniz bir zamanda—(hücrelerin glukozu kandan çekmelerine yol açan) insülin üretimini arttırırlar. Ne var ki, cenin insülini etkisiz kılan bir hormonu (hPL) yüksek düzeyde salgıladığından sonuçta kan şekeri düzeyleri aynı kalır. Bu karşıt hormon üretimindeki artış bir işe yaramıyor gözükse de, tam da bir ana-yavru çatışmasından beklenir.



Şekil 14.23 *Drosophila simulans*'da eşey oranının genetik çatışmaya etkisi. Her grafik, belli bir eşey oranında (dişi yüzdesinde) yavru veren erkek-dişi çifti sayılarını gösterir. Bulgular, Tunus'tan (T, solda) "standart" bir toplum içi çaprazları, Seyşeller (S, sağda) toplum içi çaprazları ve bu iki toplum arasındaki çaprazlardan elde edilen F_1 erkeklerinin (ortada) yavruları için verilmiştir. Ana-babaların genotipleri, X kromozomları, Y kromozomları ve otozomal kromozomları için sırasıyla X, Y ve A şeklinde gösterilmiştir. (Atlan vd. 1997'den.)

Daha da dikkat çekici olan, belli genlerin anlatımı DAMGALIDIR, diğer bir deyişle embriyoda çalışıp çalışmamaları anadan mı yoksa babadan mı geldiklerine göre değişir. (Örneğin, anadan gelen bir gen kopyası metilenmiş, dolayısıyla yavruda çalışmaz olabilir.) Gen düzeyinde seçilimi düşünürsek, babadan alınan genlerin başarımı embriyo yaşarsa en yüksek olacaktır, çünkü bu genlerin kopyaları eğer ana farklı bir erkekle çiftleşirse, ondan olacak yavrularında bulunmayacaktır. Bunun aksine, anayanlı aktarılan genler, ananın sonraki yavrularında da bulunacağı için, kapsayıcı başarımları eğer analarını (sonradan olacak yavruların zararına) sadece halihazırdaki embriyoyu beslemekten vazgeçirebilirlerse en yüksek değerine ulaşır. Bu durumda, baba tarafından gelen genler embriyonun anadan beslenme yeteneğini arttırırken, ana tarafından gelen genler embriyonun bu yeteneğine müdahele ederler. Farelerde, bir çift çatışan gen bu örüntüye uygundur. Embriyonun ilk dönemlerde rahimden beslenme yeteneğini arttıran IGF-2 (insülin benzer büyüme faktörü 2) geninin sadece babadan gelen kopyası embriyoda çalışır. IGF-2 bir başka protein (IGF-2R, insülin benzer büyüme faktörü 2 reseptörü) tarafından parçalanır; bu protein için olan gen sadece ana tarafından gelen alelde çalışır. Eğer bir alel ana-babanın birisinden gelince kapsayıcı başarım yararı sağlıyor, ama diğerinden gelince kapsayıcı başarım maliyeti getiriyorsa, böyle genlerin damgalanması olasıdır (Mochiziki vd. 1996; Haig 1997).

Asalaklık, karşılıklı ortaklık ve bireylerin evrimi

Genetik çatışma kavramı, evrimsel biyolojide birçok konuda karşımıza çıkar (Hurst vd. 1996). Örneğin, ilişkili olduğu genomdan daha hızlı çoğalabilen bir genetik unsuru—bir geni ya da gen kümesini—ele alalım. Bu, diyelim ki, konak canlının hücrelerinde yaşayan bir bakteri olsun. (Böyle bir canlıya İÇORTAKÇI denir.) Eğer bir konak hücresi içindeki içortakçıların toplumu genetik olarak çeşitlilik gösteriyorsa, o toplum içindeki seçilim (tanım gereği) diğerlerinden daha hızlı artan genotipi

yeğler. İçortakçıların büyümesi ve üremesi konaktan elde edilen kaynaklara bağlı olduğundan, ortakçıların sayısında aşırı bir artış konağın başarımını azaltabilir.

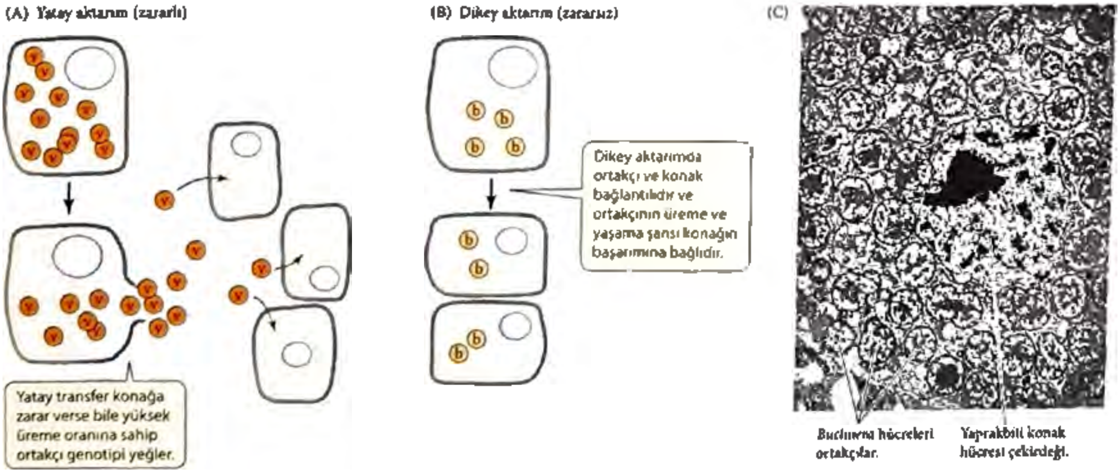
İçortakçı genotipinin başarım, bir kuşakta enfekte ettiği konakların sayısıyla ölçülür. Eğer içortakçılar **yatay** olarak aktarılıyorlarsa—yani konak toplumun üyelerinin birinden ötekine geçiyorsa (Şekil 14.24A)—yeni enfekte edilen konakların sayısı, eski konaklardan serbest kalan ortakçı yavru sayısıyla doğru orantılıdır. Eğer ortakçılar eski konak ölmeden önce yeni konaklara kaçıyorlarsa, başarımları, anaç ortakçının içinde yaşadığı konak bireyin üreme başarısına fazla bağımlı değildir. Dolayısıyla, konaklarını öldürseler de, yüksek üreme kapasitesine sahip ortakçı genotipleri seçilirler. Bir başka deyişle, seçilim yüksek düzeyde bulaşıcı yeteneğe sahip bir ASALAĞIN evrimleşmesini sağlar.

Şimdi, yukarıdakinin tersine, ortakçıların çoğunlukla **dikey**, yani ana konaktan kızlarına aktarıldıklarını düşünelim (Şekil 14.24B). Ortakçı ve konak şimdi birbirlerine zincirlenmiştir ve ortakçının yaşama şansı ve üreme başarısı şimdi tamamen konağın başarımı eklemlenmiştir. Her konakta bulunan ortakçıların *içlerinden* yüksek çoğalma gücünün seçilimi, farklı konaklarda bulunan ortakçıların *aralarında* gerçekleşen seçilim tarafından dengelenir. Sonuçta, grup düzeyinde seçilim—yavrularına içortakçıları aktarmadan konağın ölümüne neden olacak kadar konağın kaynaklarını tüketmeyen—kontrollü üreme gösteren genotipleri yeğler. Hatta seçilim, içindeki ortakçıların başarımını da arttırdığı için konağın başarımını yükselten ortakçı allelerinin ortaya çıkmasını da destekler. Dahası, ortakçıyı denetim altına alan ya da durduran konak alleleri de seçilim tarafından yeğlenir (bir genetik çatışma örneği). Böylece, hem ortakçıda hem konakta birlikte evrim, karşılıklı ortaklığa (her iki genetik birimin de birbirlerinin başarımlarını arttırdıkları bir etkileşime) yol açabilir. (Asalaklığın ve karşılıklı ortaklığın evrimine 18. Bölüm'de döneceğiz.)

Bir uç nokta olarak, ortakçı konakla bütünleşerek onun ayrılmaz bir parçası haline gelebilir. Birçok ökaryot dikey olarak aktarılan ve (yaprakbitlerinin içinde özel hücrelerde olup temel aminoasitleri sentezleyenler gibi) vazgeçilmez biyokimyasal işlevleri olan hücre içi bakteriler barındırır (Şekil 14.24C). Mitokondri ve kloroplastlar ökaryotik hücrelerde organeller olarak kabul edilseler de, orijinal olarak içortakçı bakterilerdi. Böyle durumlarda, konak ve ortakçı büyük ölçüde örtüşen üreme çıkarlarına sahiptirler: Bir taraf için avantaj, diğer taraf için de avantaj olur.

Ökaryotların organel ve çekirdek genomları gibi ilişkili unsurlar arasındaki üreme çıkarlarında görülen yüksek uyuşma, bireylerin neden bir organizama olarak varoldukların anlamamızı sağlar (Buss 1987, Maynard-Smith ve Szathmáry 1995;

Şekil 14.24 (A) İçortakçı ögelerin (v) bir konaktan diğerine yatay aktarımı, yüksek düzeyde bulaşıcılık gerektirir. (B) İçortakçı ögelerin bir konaktan onun yavrularına dikey aktarımı ise daha yavaş çoğalan, nispeten zararsız içortakçılar (b) gerektirir. (C) Bir uç nokta olarak, dikey aktarılan bir ortakçı konakla bütünleşebilir. Bir yaprakbitinin özelleşmiş hücreleri (bakteriyosit) içinde görülen hücre içi bakteriler (*Buchnera*) konak için temel aminoasitler sağlarlar. (C, fotoğraf N. Moran ve J. White izniyle)



Michod 1997; Frank 1997). Bir canlı bir grup hücreden daha öte bir şeydir; örneğin, bölünürken birbirine gevşek bir şekilde yapışan, ama fizyolojik olarak birbirlerinden bağımsız bakteriler bir canlı oluşturmazlar. Çokhücreli bir canlının hücreleri ise işbirliği içinde – eşey hücrelerine yol açan (üreme hücreleri) ve açmayan (somatik) hücreler arasındaki ayrımı da içeren—farklı roller oynarlar. Her bir hücrenin üreme şansına sahip olduğu tek hücreli atalar acaba neden bazı hücrelerin bu şanslarını kaybettiği çokhücreli canlılara dönüştüler?

Bu soruya verilecek temel yanıt yakın seçilimidir: Eğer çokhücreli bir canlıdaki hücre soyları tek hücreli bir yumurta veya zigottan mitoz bölünme yoluyla oluşmuşlarsa, hücre "kolonisinin" iyiliği için üremeden vazgeçen işbirliksever hücrelerin genleri, onlarla yakın akraba olan üreme hücreleri tarafından çoğaltılıyor demektir. Ne var ki, hücreler arasında mutasyona bağlı farklılıklar oluşursa bu yakınlık katsayısının azalması anlamına gelir. Hücre bölünmesinin hızını arttıran bir mutasyon koloni *içinde* seçilim avantajı sağlar; hele bu mutant hücrelerin gametleri oluşturacak üreme dokularına katılmaları olasılığını arttırırsa bu avantaj daha da çoğalır. Ancak—kanserde olduğu gibi—denetimsiz hücre bölünmesi genellikle canlıya zarar verir. Bu nedenle, hücre kolonilerinin bütünü, yani canlı üzerinde seçilim, koloni içindeki hücreler arasında seçilime karşı durur. Bu durum, hücre bölünmesini denetleyen ve firari hücre genotiplerinin canlının bütüncül işlevini bozmasına engel olan "bekçilik" mekanizmalarına yol açmıştır. Hayvanlarda soma hücrelerinden erken ayrılan üreme hücrelerinin evrimi, çoğu yıkıcı mutasyonun eşey hücrelerine geçmemesini ve olası başarım avantajlarının azaltılmasını sağlamıştır. Seçilim, canlı düzeyinde bütünleşmenin sağlanması için, canlıların yaşama bir hücre grubu yerine tek bir hücre olarak başlamaları şeklindeki malum ama dikkat çekici olgudan sorumlu olabilir. Bu özellik, gelişmekte olan canlının bütün hücreleri arasındaki akrabalığı arttırarak, canlı içindeki genetik çeşitliliği ve rekabeti azaltır ve başarımın kalıtsallığını (heritability) arttırır. Böylece, bunun sonucu "bireyin" ve onunla birlikte, doğal seçilim ve evrimin çoğunlukla gerçekleştiği organizasyon düzeyinin ortaya çıkmasıdır.

Özet

1. Birçok biyolojik olgu, canlılar ya da genler arasındaki çatışmanın ya da işbirliğinin sonucudurlar. İşbirliğinin evriminde grup seçilimi bazen rol oynasa da, çoğu etkileşimin evrimi en iyi bireysel canlı veya gen düzeyinde açıklanabilir.
2. İşbirliği çoğu zaman alellerin ve genotiplerin kapsar başarımındaki farklılıklarına dayalı olan akraba seçilimi ile evrimleşir: Bir alelin (onu taşıyanın başarımına) doğrudan etkileri ile (taşıyıcının akrabalarında bulunan alelin diğer kopyalarının) dolaylı etkilerinin bir bileşimi. Hamilton kuralı, özgecil bir özelliğinr alelinin artışı için koşulları, yakınlık katsayısı, yararlananın kazandığı fayda ve vericiye maliyeti ile açıklar.
3. İşbirliği ve çatışmaya katkıda bulunan özellikler genellikle sıklığa-bağlı seçilimle evrimleşir. Böyle nitelikler bazen evrimsel olarak kararlı stratejiyi (EKS), yani bir kere oluştu mu diğer fenotipler tarafından yerinden edilemeyen fenotipi hesaplayarak modellenebilir.
4. Eşey hücrelerinin sayısı ve irilikleri açısından eşeyler arasındaki farklar, üreme çıkarlarında çatışmaya ve aynı eşeyden bireylerin eş (ya da yumurtaları dölleme şnası) için yarıştıkları eşeysel seçilime yol açar. Eşeysel seçilimin farklı biçimleri arasında erkekler veya spermleri arasında doğrudan çekişme ve dişilerin erkek fenotipleri arasında seçim yapmaları vardır.
5. Dişiler belli erkek fenotiplerini duyusal yatkınlık ve erkeğin dişiye ya da yavrularına doğrudan veya dolaylı başarım katkısı nedeniyle tercih edebilirler. Dolaylı yararlar arasında, babanın eşleşme başarısı açısından ("kaçak eşeysel seçilim") veya hastalıklara direnç gibi yaşama gücü unsurları açısından ("iyi genler" modelleri) genetik olarak üstün yavrular yapması sayılabilir. Eşeysel olarak seçilen erkek özellikleri karşıt ortakevrim yoluyla da evrimleşebilir. Dişiler üzerinde çiftleşmeye direnme yönünde ve erkekler üzerinde dişilerin direncini karşı koyulması güç uyarılarla seçilim buna örnektir.

6. İşbirliği ya da açık özgecilik (başkalarına yararı ve sahibine maliyeti olan nitelikler) için önde gelen açıklamalar manipülasyon, bireyselyarar, karşılıklama ve yakın seçilimidir.
7. Yavrulara bakımın genetik yararı, baktığı yavruların içinden yetişenlerin sayısındaki artıştır. Maliyeti ise, mevcut yavruları terkedip yeniden ürerse fazladan yetişmesi beklenen yavru sayısıdır. Yavru bakımının evrimleşmesi ancak genetik yararlar genetik maliyetleri aştığında beklenir. Ana-babadan sadece birisinin mi yoksa her ikisinin mi yavrulara bakacak şekilde evrim geçirmesi, erkeğin babalık güvencesine ve her bir eş için bağıl yarar/maliyet oranına bağlıdır.
8. Ana-babalar ve yavruları arasında çatışmalar olabilir çünkü ana ya da babanın bazı kaynakları kendi yaşama gücü ve gelecekte üreme şansı için ayırması onun başarımını arttırır; böylece, mevcut yavruların payına onlar açısından optimal kaynak miktarından daha azı düşer. Bu kural, birçok türde ana-babanın embriyoları düşürerek, yavruların bir kısmını öldürerek veya yuvada kardeş kırımına göz yumarak yavru sayılarını azaltmalarının birçok nedenlerinden birisi olabilir.
9. Bir türün genomundaki farklı genler arasında çatışmalar olabilir. Örneğin, bir gen genomun diğer parçalarından daha hızlı yayılırsa, diğer genlerin onu önleyecek şekilde seçilime uğramalarına yol açabilir. Sadece bir eşey tarafından aktarılan lokuslarda, gen düzeyinde seçilim eşey oranını o eşeyin lehine değiştiren alelleri yeğler. Böyle değişimler başka lokuslarda eşey oranını tekrar 1:1'e getirecek baskılayıcı genleri doğurur.
10. Genetik çatışmalarla açıklanan diğer olgular arasında memeli döletlerinde (embriyo) ana tarafından ve baba tarafından gelen alellerin kendilerini göstermesini etkileyen genom damgalanması ve—çok hücreli canlıların özünü oluşturan – hücreler arasında bütünleşmenin evrimi sayılabilir.

Terimler ve Kavramlar

akraba seçilimi
ana-baba ile yavrular arası çatışma
(başarımın) koşula-bağlı göstergesi
dikey aktarma
duyusal yatkınlık
(dişi beğenisinde) engel modeli
(dişi beğenisinde) iyi genler modeli
EKS (evrimsel olarak kararlı strateji)
genetik çatışma
Hamilton kuralı
kaçak eşeysel seçilim
kapsayıcı başarım
karşılıklı ortaklık
karşılıklı özgecilik
karşıt birlikte evrim
sperm çekişmesi
yakınlık katsayısı
yatay aktarma

İleri Okuma Önerileri

'Animal Behavior: An Evolutionary Approach', by J. Alcock (7. basım, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2001) (Hayvan Davranışları: Evrimsel bir yaklaşım) adlı kitap hayvan davranışları ile ilgili olarak ilk göze çarpan kolay okunabilinir bir giriş kitabıdır. Eşeysel seçilim konusu *'Sexual Selection'* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1994) (Eşeysel Seçilim) kitabında çok yönlü olarak M. Andersson tarafından tekrar gözden geçirilmiştir. L. Keller tarafından yayınlanan *'Levels of selection'* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1999) (Seçilim Dereceleri) birçok açıdan işbirliği ve çatışma konularını işleyen mükemmel bir deneme setidir. Özellikle genetik çatışma konusu *'Genetic Conflicts'* (Genetik Çatışma) kitabında (1996, Q. Rev. Biol. 71: 317-364) L. D. Hurst, A. Atlan ve B. O. Bengtsson tarafından tekrar gözden geçirilmiştir. *'The major transitions in evolution'* (Oxford University Press, 1995) (Evrimdeki önemli Geçişler) kitabındaki hücreden toplumlara kadar organizasyon seviyelerinin kökeni analizleri J. Maynard Smith ve E. Szathmáry'ın göze çarpan katkılarıdır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Birçok tek eşli papağan ve diğer kuş türlerinde her iki eşey de parlak renkli ya da oldukça süslüdür. Her iki eşeyinde renkli ya da süslü olmasının nedeni eşeysel seçilim midir? Eşeysel seçilim erkek dişi oranı 1:1 olan ve çift olarak yaşayan türlerde her birey zaten bir eşe sahipken nasıl gerçekleşebiliyor? Bu bölümde açıklanan hangi eşeysel seçilim modeli bu türlerin özelliklerini açıklayabilir? (Bu konunun deneysel çalışmaları için Jones ve Hunter (1999) bkz).

2. Hayvanlarda aynı türün üyeleri ya da farklı türler arasındaki etkileşimde kullanılan ve evrimleştirmiş olabilecekleri sinyalleri anlatınız. Bu sinyallerin güvenilir olup olmayacağını bekler misiniz? Neden?
3. Birçok albatros ve diğer deniz kuşları adalarda koloniler halinde yuvalanmaktadır. Yetişkinler besin bulmak için bazen çok uzak mesafelere açılarak denizi araştırır. Deniz kuşları üzerine çalışan bazı ekologlar bir akşam bir barda en sevdikleri sohbet konularına dalarlar, birisi şöyle der: 'Aynı kolonide bulunan diğer kuşların ana-babaları besin aramak için uzağa gittiklerinde onların yuvalarını dağıtıp, yavrularını öldürüp yemeden bırakan bir albatros genotipi düşünüyorum. Böyle bir davranış evrimleşebilir mi?' Ekologlardan bir diğeri 'Evet, çünkü bu şekilde albatroslar ve yavruları için daha fazla besin elde etmeleri olanaklı olacaktır' şeklinde cevap verir. Başka bir ekolog ' Hayır, çünkü bu koloni toplumunun hayatını sürdürmesini tehdit edecektir' der. Üçüncü bir ekolog ise 'Her ikisi de yanlış, benim albatrosların diğer kuşları neden öldürmediğine dair farklı bir açıklamam var' der. Bu üçüncü ekoloğun açıklaması nedir ve neden diğer iki arkadaşının açıklamasını yanlış buluyor?
4. Sosyal Hymenopterlerde dişi işçiler her ne kadar çiftleşmesede, bazıları erkek bireylerde gelişen haploid yumurtalar bırakabilirler. Bu durum hangi yolla işçilerin kapsayıcı başarımlarını etkiler? Ananın başarısını nasıl etkiler? Diğer işçi arıların bu erkek larvalarla nasıl bir ilişkisinin olmasını beklersiniz? Sosyal böcek kolonileri içerisinde herhangi bir genetik çıkar çatışması olur mu? İşçilerin yumurta bırakmaları ile ilgili olarak bilinenler nelerdir?
5. Neden mitekondri ve kloroplast gibi genetik ögeler, birçok çekirdek geninden farklı olarak genellikle ana-babaların yalnızca birinden kalıtılırlar? (Bkz. Hurst vd. 1996)
6. Yakın seçilimi organizmaların neden akrabalarına yarar sağladığını açıklamaktadır. Birincil derecede yakın seçilimi ile kardeş kırımın evrimi ve düşük yapma arasında herhangi bir çatışma var mıdır?
7. Bu bölümde anlatılan bazı modeller insan toplumlarında saldırganlık ve çiftleşmek için çekişme gibi tanıdık bazı olayları tahmin kestirmektedir. Bu ve diğer davranış türlerinin genetik tabanlı olup olmadığı ve evrimsel modellerde gerçek olarak kabul edilen nedenlerden evrimleşip evrimleşmediği, veya kültürel temellere dayanıp dayanmadığı hakkında çok fazla ve oldukça çekişmeli literatür vardır. Erkeklerin eşeysel seçilim için çekişmeden dolayı kadınlardan daha saldırgan olmaları önermesinin sebeplerini ve karşı görüşleri analiz edin. (Bkz. örnek olarak Daly ve Wilson 1983, karşıt görüş olarak, Kitcher 1985).
8. Ne tip deliller, ortak insan davranışlarının evrimsel bir uyum mu (genetik tabanlı olanlarda dahil) yoksa öğrenmenin ve kültürün bir sonucu mu olduğunu söylemek için kullanılabilir? Ne fark vardır?

Tür 15

Türleşme toplumların evrimi ile taksonomik çeşitlilik arasındaki köprüyü oluşturur. Canlı çeşitliliği, soy hatlarının dallanması ve çoğalması demek olan KLADOGENEZ'in sonucudur; sonra da bunların her biri kendi evrimleşme yolunda ilerler (tür içi evrim demek olan ANAGENEZ ile). Yaşamın büyük filogenetik ağacındaki her bir dallanma noktası bir türleşme olayını, yani bir türden iki türün ortaya çıkmasını, gösterir. Türleşme çeşitliliğin ortaya çıkışını içine alır ve türleşmenin çalışılması mikroevrim ile makroevrim arasında köprü oluşturur. Evrimin geçmişindeki pek çok olay türleşme ile bize kendini gösterir. Bir soy hattı büyük değişimler evrimleştiriyor ancak dallanmıyorsa, bu değişimler fosil kaydında yer almıyorsa, bugünkü durumuna doğru atılan adımların hepsinin kaydı silinecektir. Fakat soy hattı sıklıkla dallanıyor ve dalların kimilerinde bir özelliğin ara durumları tutulabiliyorsa, özelliğin evrimleşme tarihi, en azından kısmen, yaşayan türler arasında temsil edilebilir. Bu gerçek, yaşayan taksonlar arasındaki filogenetik ilişkileri çıkarsamak ve özelliklerin evrimine dair izleri filogenetik ağaçlarda izlemek amacıyla rutin biçimde kullanılmaktadır (bkz., Şekil 3.3).





Türleşmenin en önemli sonucu farklı türlerin birbirilerinden bağımsız şekilde farklılaşmaları, ayrı kimlikleri sürdürmeleri, ayrı evrimsel eğilimleri ve sonları göstermeleridir (Wiley 1978). Bazı araştırıcılar, türleşmenin yeni morfolojik ve diğer fenotipik özelliklerin evrimini kolaylaştıracağını dahi iddia etmişlerdir—diğer bir deyişle, tek, dallanmamış bir hatta evrimleşmeyecek olan bir özellik soy hattı dallandığı takdirde evrimleşecektir (Bununla birlikte bu görüş genel kabul görmemektedir).

Türleşmeye doğru atılan adımların bazıları çalışmamızı sağlayacak oranda hızlı olabilir ancak sürecin tam tarihi, gözlem yapacak bilimcilerin bir, hatta birkaç kuşağı için dahi fazlasıyla uzundur. Tersine, türleşme taşıl kaydında tam olarak belgelenmek bakımından fazlasıyla hızlıdır ve ideal bir taşıl kaydı bile türleşmede işleyen, hala tam olarak anlayamadığımız bazı genetik süreçleri belgelemekten uzaktır. Bu nedenlerden dolayı, türleşmenin çalışılması yaşayan türlerden edinilen bilgilere büyük oranda bağımlıdır.

Tür Nedir?

Latincede "çeşit" anlamına gelen bir sözcük olan tür ("species") için pek çok tanım ortaya atılmıştır (Çizelge 15.1). Bir tanımın doğru ya da yanlış olmadığını akılda tutmak önemlidir, çünkü bir sözcük için yapılan tanım bir kabuldür. Dahası, bir sözcüğün kabul gören tanımı yerleşmiş bile olsa, onu hala yanlış kullanmak olasıdır. Gül başka bir isim verilse de yine eskisi gibi güzel kokacaktır, ancak bir güle kokarca lahanası demek de yanlış olurdu. Bir tanım şöyle ya da böyle kullanışlı olabilir; bir kavramı ya da tartışma nesnesini doğru biçimde nitelendirmek açısından başarılı olabilir. Tür gibi bir kavramın kullanıldığı tüm bağlamlar için yeterli olabilecek her hangi bir "tür" tanımı büyük olasılıkla yoktur. Yakın tarihte türleşme üzerine kapsamlı bir kitap yazmış olan Jerry Coyne ve Allen Orr türün şu şekillerde tanımlanabileceğine dikkati çekmektedirler: (1) canlıların sistemli bir biçimde sınıflandırılmasını sağlayacak şekilde, (2) benzer canlıların oluşturduğu ayrık gruplara karşılık gelecek şekilde, (3) doğada ayrık canlı gruplarının nasıl ortaya çıktığını anlamamıza yardım edecek şekilde, (4) evrimsel tarihin ürünlerini gösterecek biçimde ve/veya (5) canlıların oluşturduğu olası en büyük çeşitlilik durumuna uygulanacak şekilde. Öyle görülüyor ki, bu olası hedeflerden her hangi ikisini bir araya getirmenin yolu yoktur; Coyne ve Orr'un belirttiği gibi, bu amaçlardan çoğuna hizmet edecek herhangi bir tek tür kavramı yoktur.

Linnaeus ve diğer erken dönem taksonomistleri Ernst Mayr'ın (1962, 1963) TİPOLOJİK ya da ÖZCÜ adını verdiği tür tanımına sahiptiler. Bireyler bazı morfolojik özelliklerdeki "öz" niteliğinde, sabit olan "tip"e ya da ideale uydukları takdirde,

TABLO 15.1 *Bazı tür kavramları*

Biyolojik tür kavramı Türler gerçekte ya da potansiyel olarak birbirileriyle çiftleşerek üreyen doğal toplum gruplarıdır ve böyle diğer gruplardan üreme yalıtımı ile ayrılmışlardır (Mayr 1942).

Evrimsel tür kavramı Bir tür, toplumların ya da canlıların oluşturduğu tek bir soy (bir köken veren-türeyen dizisi) hattıdır; benzeri diğer soy hatlarından olan ayrımını korur ve kendi evrimsel eğilimlerine ve tarihsel sonuna sahiptir (Wiley 1978).

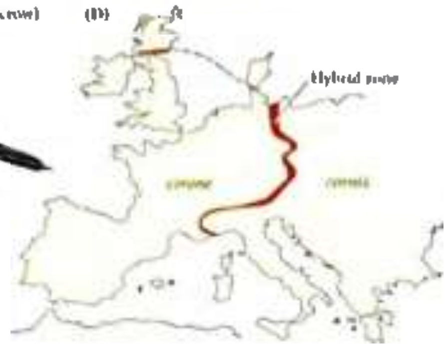
Filogenetik tür kavramları (1) Bir filogenetik tür canlıların oluşturduğu indirgenemez (temel nitelikte olan) bir kümedir ve benzeri böyle kümelerden açık biçimde farklıdır; her tür içinde bir ata ve ondan türeyenler örüntüsü gözlenir (Cracraft 1989). (2) Bir tür ortak ataya sahip olan en küçük tek kökenli gruptur (de Queiroz and Donoghue 1990).

Soy hattı temelli tür kavramları Türler "kendilerine dönük" canlı gruplarıdır. Bir kendine dönük grup, üyelerinin birbirine olan yakınlığı grubun dışındaki bir canlıya olan yakınlıktan daha fazla olan bir gruptur (Baum ve Shaw 1995).

Tanımalı tür kavramı Bir tür, ortak bir döllenme mekanizmasına sahip bireysel, iki anababalı canlıların oluşturduğu en kapsamlı toplumdur (Paterson 1995).

Bütünlüğe sahip tür kavramı Bir tür, gerçek bütünleşme mekanizmaları ile fenotip bütünlüğü sağlayan bireylerin oluşturduğu en kapsamlı toplumdur (Templeton 1989).





verilen bir türün üyeleri sayılıyorlardı- bu kavram (bkz. Bölüm 1) Plato'nun "idealar"ından köken alıyordu. Böylece, bir kuş örneği görünüş olarak leş kargası gibiyse *Corvus corone* (leş kargası) türünün üyesiydi, belli bazı özellikleri açısından farklıysa bir kuzgundu (*Corvus corax*). Ancak çeşitlilik tipolojik tür görüşlerinin geçerliğini sorgulamaktaydı. Tamamen siyah olan leş kargaları, kargaların değişik miktarda gri oldukları orta Avrupa'daki dar bir bölge dışında, siyah ve gri olan başlıklı kargalardan kolaylıkla ayırdedilir. Burada iki ya da bir tür mü vardır?

Toplumlar arasındaki ve içindeki çeşitlilik bu gün bile eskisi kadar sıcak olan tartışmalara neden olmuştur (bkz. Çizelge 15.1). **Filogenetik tür kavramı** ve **biyolojik tür kavramının** çeşitleri, günümüzde en yaygın destek gören tür kavramlarıdır. Bu kavramların farklı olduğu başlıca noktalar, filogenetik tür kavramlarının türü evrimin bir çıktısı, evrimsel farklılaşma tarihinin bir *ürünü* olarak vurgularken, biyolojik tür kavramlarının türün ortaya çıktığı *sürecin* üstünde durması ve toplumların gelecekteki durumuna ilişkin, geleceğe yönelik bir görüş oluşturmasıdır (Harrison 1998). Hangi tür kavramı benimsenirse benimsensin, bazı canlı toplumlarını kuşkuya yer bırakmayacak şekilde bir türe ya da diğerine ait kılmak mümkün olmayacaktır. Sınırda yer alan durumlar söz konusudur, çünkü her tanımda geliştirilen tür nitelikleri yavaş evrimleşir.

Şekil 15.1 (A-C) Üç yakın akraba kuş. (A) Kuzgunlar, kargalardan büyük vücutlu olmaları, kalın gagaları, sakalımsı boğaz tüyleri ve daha sivri kuyrukları gibi özellikleri açısından farklıdırlar. Leş kargaları (B) (*Corvus corone*) ve başlıklı kargaların (*Corvus cornix*) aralarındaki yüzeysel fark, kuzgunlara olan farklarından daha büyük olmasına karşın, sahip oldukları tüylerin çeşitli biçimlerini gösteren melezleri orta Avrupa'da bulunmaktadır. (D) Bazı taksonomistler bu iki *Corvus* formunu tek bir türün alt türleri olarak sınıflandırmışlardır; ancak oldukça sınırlı gene alışverişi yapabildiklerinden tür olarak kabul edilmeleri daha doğrudur (A-C, Goodwin 1986'dan; D, Mayr 1963'den).

Filogenetik tür kavramları

Özellikle sistematikçiler arasında kabul görmekte olan filogenetik tür kavramları (FTK), canlıların filogenetik tarihi üzerine vurgu yapar. Bir filogenetik türün birkaç tane tanımı vardır. Bunlardan biri böyle bir türü, "içinde ortak bir atadan gelme ve türemenin görüldüğü, diğer kümelerden açık biçimde ayrımlaştırılabilen indirgenemez (temel nitelikte) bir canlılar kümesi" olarak tanımlar (Cracraft 1989). Bu tanımlama hem eşeyli hem de eşeysiz canlılara uygulanabilecek niteliktedir. Bu tanıma göre, bir toplumda, onu diğer akraba toplumlardan ayıran bir genetik farklılık—hatta tek bir DNA baz çifti farkı—sabitlendiğinde türleşme oluşmuş demektir. O halde türleşmenin çalışılması, basitçe, toplumlar arasındaki farklılaşmanın çalışılmasından başka bir şey değildir.

Biyolojik tür kavramı

Biyolojik tür kavramı (BTK) evrimsel süreçlerle ilgilenen evrimsel biyologların en çok kullanageldiği tür kavramıdır, ve bu kitapta da başvuru yapılan kavram odur. Kavram, Ernst Mayr (1942) tarafından tanımlanmıştır: "Türler gerçekte ya da potansiyel olarak birbirileriyle çiftleşerek üreyen toplumların bir grubudur ve bu grup, benzer diğer gruplardan üreme açısından yalıtılmıştır". "Üreme yalıtımı", toplumlar arasındaki belirli biyolojik farklılıklardan her hangi birinin onlar arasındaki gen alışverişini, coğrafi olarak ayrılmasalar da, büyük oranda azalttığını ifade eder. Bu farklılıklar iki formun melezlerinin ölümlerini ya da kısırlığını içerebilir ya da içermeyebilir. Mayr (1942) ve BTK'nın diğer savunucuları, tür olarak nitelendirilmek için toplumların üreme açısından 100' de yüz yalıtılmaları gerektiğini söylememişlerdir; bazı türler arasında bir parça genetik "sızıntı" olabileceğini kabul etmektedirler.

Biyolojik tür kavramının kökleri oldukça eskiye dayanır; morfolojik olarak oldukça farklı olan canlıların (örneğin, farklı eşeyler) aynı anababadan doğabileceği

ve böylelikle aynı türden (aynı türün üyeleri) oldukları her zaman gözlenmiş bir durumdur. Bununla birlikte, BTK, morfolojik benzerlik ve farklılığının türü tanımlamak için yetersiz kaldığını gösteren çeşitlilik çalışmalarından temel almıştır. Bu kavramın gelişimine katkıda bulunan birkaç önemli gözlem şöyledir:

1. *Toplumlar içindeki çeşitlilik.* Birbirleriyle çiftleşip üreyen bireylerin oluşturduğu bir toplumda özellikler toplumun üyeleri arasında çeşitlilik sergiler. Aynı anadan doğduğu bilinen kar kazının beyaz ve mavi formları bir genetik polimorfizmi gösterirler, ancak farklı tür değildirler. Bir meyve sineğinin iki yerine dört kanatlı olmasına yol açan bir mutasyon işte böyledir; yeni bir tür değil, yalnızca bir mutasyondur.
2. *Coğrafi çeşitlilik.* Bir türün toplumları farklıdır; küçük bir değişiklikten büyük olana doğru bir değişim ölçeği vardır; böyle toplumların karşılaştığı yerlerde sıkça bulunan ve ara eşleşemelerin varlığını gösteren ara formlar bulunur. İnsan toplumları bunun çarpıcı bir örneğidir.
3. *Kardeş türler.* **Kardeş türler,** morfolojik özelliklerle ayrılması güç ya da olanaksız olan aralarında üreme yalıtımı bulunan toplumlardır. Bunlar sıklıkla, ekoloji, davranış, kromozomlar ya da benzer özellikler arasındaki farklılıklarla tanınabilirler. Avrupa'da yaşayan sivrisinek *Anopheles "maculipennis"* in gerçekte altı kardeş türün bir kümesi olduğunun keşfedilmesinin büyük pratik önemi olmuştur çünkü bunlardan bazısı insan sıtma hastalığını iletirken diğerleri iletmemektedir. (Kutu A kardeş tür tanımlarını ve biyolojik tür kavramına ilişkin diğer terimleri vermektedir.)

KUTU 15A Türler Üzerine Olan Literatürde Karşılaşılan Bazı Terimler

Aşağıda verilen verilen terimlerin bazıları sıklıkla, bazıları ise zaman zaman türleşme literatüründe kullanılmaktadır. Bu tanımlar biyolojik tür kavramını savunanların (örn., Mayr 1963) kullanımlarıyla çakışırlar.

Coğrafi yalıtım Topografi özellikleri ya da elverişsiz yaşam alanı gibi dışsal bir engel ile toplumlar arasındaki gen akışının azalması ya da tamamen engellenmesi.

Üreme yalıtımı Aralarındaki genetik faklılıklardan dolayı toplumlar arasındaki gen akışının azalması ya da tamamen egellenmesi.

Ayrı yurtlu toplumlar Ayrı coğrafi alanlarda bulunan toplumlar.

Komşu yurtlu toplumlar Bitişik coğrafi alanlarda bulunan, sınırda birbirileriyle karşılaşan toplumlar.

Aynı yurtlu toplumlar Aynı coğrafi alanda bulunan, birbirileriyle karşılaşabilen toplumlar.

Kardeş türler Morfolojik özelliklerle tanınmaları güç olan, üreme yalıtımıyla ayrılmış türler.

Yakın kardeş türler Filogenetik açıdan incelendiklerinde, ortak bir atadan oldukça yakın bir dönem önce türemiş, birbirinin en yakın akrabaları olan türler.

Kronolojik türler Taşıl kaydında, bir "ata ve ondan türeyen" serisindeki, farklı isimler verilen ve fenotipik olarak ayrılabilen türler.

Alttür Bir türün bir ya da daha fazla özellik ile ayrılabilen ve tür altı isimler verilen toplumları (bkz. *Elaphe* alt türleri, Şekil 9.24). Zoolojide, alttürlerin farklı (ayrı yurtlu ya da komşu yurtlu) coğrafi dağılımları vardır ve bunlar "coğrafi ırklar" şeklindeki tanıma denk gelir. Botanikte, aynı yurtlu formlar olabilmektedirler.

Irk Bazen alt tür bazen de bir toplum içindeki polimorfik genetik formları tanımlamakta kullanılan muğlak bir terim

Ekotip En çok botanikte kullanılan ve bir türün belirli bir habitat biçimiyle ilişkilenen fenotipik bir varyantını belirten terim; alt tür yerine de kullanılabilir.

Politipik tür Sıklıkla alt türlere ayrılan, coğrafi çeşitlilik gösteren tür. (Çoğu tür, alt türleri adlandırılmış olsun ya da olmasın, politipiktir). Almanca terim *Rassenkreis* (*Rasse*, "ırk"; *Kreis*, "çevre", "arkadaş çevresi"ndeki anlamı) politipik türün eşdeğeridir.

Melez bölgesi Genetik açıdan ayrımlaşmış toplumların karşılaşıp bir yere kadar eşleştikleri ve üredikleri, sonuçta karışık kökenli bireylerin ("melezler") oluştuğu bölge.

Gen sızması Genetik olarak ayrılmış bir toplumdan (bu toplumun genellikle bir tür ya da yarı tür olduğu düşünülür) diğerine genlerin hareketi ya da girişi.

Yarı tür Genellikle, iki ya da daha fazla sayıda komşu yurtlu, genetik olarak farklılaşmış, tam değil kısmen üreme yalıtımının olduğu toplumların oluşturduğu gruplar; bu toplumlar, çok olmasa da, belli bir düzeye kadar, farklı türler olarak kabul edilirler.

Üst tür Genellikle, yarı tür gruplarının oluşturduğu bir birlik.Bu kavram, bazen, farklı taksonomik türler olarak tanımlanmış bir grup yakın akraba, ayrı yurtlu ya da hemen hemen ayrı yurtlu olan formları tanımlamak için de kullanılır.

Biyolojik tür kavramının uygulanması ve geçerli olduğu yerler

Bütün kavramların sınırlamaları vardır. Bir kavramın sınırlı bir *uygulama alanı* olabilir (örneğin, "madde" kavramı atom altı düzeyde belirginliğini yitirir). Bir kavram SINIRDAKİ DURUMLARI tanımlamakta yetersiz kalabilir (örneğin, "canlı bireyi" kavramı, tek bir tohumdan vejetatif çoğalma ile gelişmiş kavak ağaçlarının oluşturduğu bir ağaçlık açısından anlamsızdır). Hatta kavramı uygulamak açısından *pratik sınırlamalar* da olabilir ("dünya insan toplumu" kuşkusuz geçerli bir kavramdır ancak teknolojik ve ekonomik sınırlamalar toplumu doğru biçimde saymamızı engeller).

UYGULANMA ALANI. BTK'nın uygulanma alanı eşeyli, dışarıdan eşleşen (outcrossing) canlılarla sınırlıdır. Aynı zamanda kısa zaman aralıkları için geçerlidir; bir atasal toplumun bir milyon yıl sonra ondan türeyenlerle çiftleşerek üremesinin olanaklı olup olmadığını sormak anlamsızdır. Öyleki, eşeysiz üreyen canlılara, *Escherichia coli* gibi, adlar verilir ve taşıl kaydındaki olası atasal ve türeyen toplumlar orta-Pleistosende yaşamış *Homo erectus* ve sonraki *Homo sapiens* gibi adlarla ayrılabilirler. Böyle durumlar, "tür" sözcüğünün, biyolojide çakışan ancak farklı anlamları olduğunu göstermektedir. Anlamlardan biri BTK'ında şekillenir. "Tür"ün diğer anlamı tıpkı "cins" ya da "aile"de olduğu gibi, *taksonomik bir kategori*dir. İkili adlar taşıyan (*Escherichia coli* gibi) bazı canlılar tür kategorisindeki taksonlar olup biyolojik tür değildirler.

SINIRDAKİ DURUMLAR. Üreyebilme ya da üreme yalıtımına sahip olma, ya o ya öbürü /ya hep ya hiç türünden bir ayrım değildir. Komşu yurtlu (parapatrik) ve bazen de aynı yurtlu (simpatrik), birbirinden şöyle ya da böyle farklı olan toplumlar arasında dereceli bir gen alışverişi vardır. Böyle durumlardan bir kaçına sıklıkla rastlanılır.

Dar **melez bölgeler** genetik açıdan farklılaşmış toplumların karşılaştığı ve birbirileriyle sınırlı şekilde çiftleşip üreyebildiği ancak gen akışının da kısmi olarak engellendiği, yerlerde meydana gelir (Şekil 15.1D). Bu melezleşen birimler sıklıkla tür olarak kabul edilirler ama bazen de onlara yarı tür adı verilir. Yarı türlerin oluşturduğu birliğe ise **üst tür** denir (Mayr 1963).

Tamamen serbestçe olmayan, kısmi gen alışverişi bazen geniş biçimde aynı yurtluluk (simpatri) gösteren toplumlar arasında gerçekleşir (simpatrik melezleşme). aynı yurtlu melezleşme hayvanlardan çok bitkilerde görülür ve pek çok botanikçinin biyolojik tür kavramını kabul etmede duraksamasının nedenlerinden biridir. Örneğin, farklı meşe (*Quercus*) türlerinde belirli düzeyde melezleşmeler görülür (Şekil 15.2). Bununla birlikte, BTK'nın savunucuları yakın akraba türler arasında düşük bir gen akışı olabileceğini kabul etmektedirler.

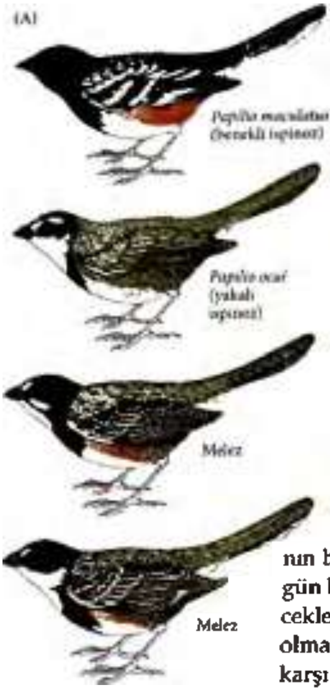
Durumdan kaynaklanan coğrafi çeşitlilik, genetik açıdan farklılaşmış toplumların bazı coğrafi bölgelerde aynı türe ait olurken, başka yerlerde farklı türler olmalarından kaynaklanan bir durumdur. Örneğin, oldukça farklı renkleri olan iki serçe benzeri kuş, benekli ispinoz (*Pipilo maculatus*) ve yakalı ispinoz (*Pipilo acai*), Meksika'da bazı bölgelerde melezleşirken diğer bazı bölgelerde hiç melezleşmeden birlikte yaşarlar (Şekil 15.3).

UYGULAMADAKİ ZORLUKLAR. BTK'nın uygulama açısından en büyük güçlüğü coğrafi açıdan ayrılmış ayrı yurtlu (allopatrik) toplumların aynı türe ait olup olmadıkları-

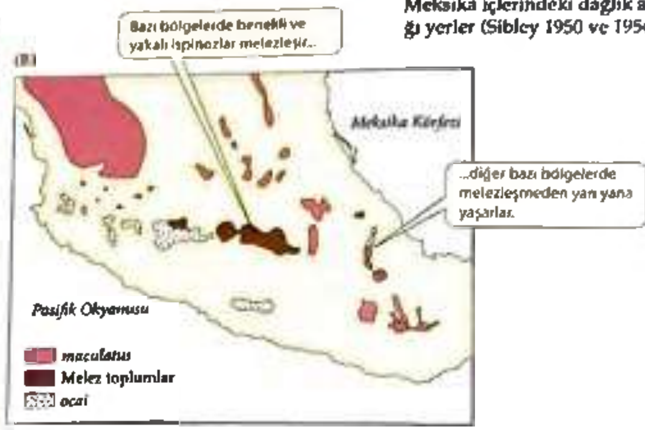


Şekil 15.2 Bir aynı yurtlu melezleşme örneği. Gri meşe (*Quercus grisea*) ve Gambel meşesinin (*Q. gambelii*) yayılım alanları Birleşik Devletler'in güney batısında Texas, New Mexico, Arizona ve Colorado'nu önemli bölümünü kapsayacak şekilde çakışır. Yaprak biçimi ve diğer özelliklerde çeşitlilik gösteren melezler bu yerlerin çoğunda bulunur (Fotoğraf M. Cain'in izniyle kullanılmaktadır).

(A)



(B)



Şekil 15.3 **(A) Benekli ispinoz (*Pipilo maculatus*, üstte), yakalı ispinoz (*P. ocai*, üstten ikinci) ve geri çapraz melezlerinde görülen tüylenme örüntüsünden ikisi. (B) Bu türlerin Meksika içlerindeki dağlık alanlarda yayıldığı yerler (Sibley 1950 ve 1954'den).**

nın belirlenmesinde yatmaktadır çünkü BTK'nın uygulanması, bu toplumların bir gün birbirileriyle karşılaştıklarında, *potansiyel olarak* birbirileriyle çiftleşerek üreyeceklerini saptamamızı gerektirir. " Potansiyel çiftleşerek üreme" BTK'nın olmazsa olmaz parçalarından biridir çünkü bu tür kavramının kalbinde, gen alışverişlerine karşı temel engeller taşıyan toplumların, aynı yurtlu olsalar da, birbirinden bağımsız şekilde evrimleşecekleri düşüncesi yatar. Üstelik, coğrafi olarak yalıtılan her bir toplumu-belki de bu yalıtım oldukça geçici bir durumdur-tür olarak tanımlamak açıktır ki saçma olurdu (meyve sineklerinin her bir laboratuvar stoğunu farklı bir tür olarak tanımlar mıydık?).

Pek çok durumda, alan genişlemesi ve kolonizasyon ayrı olan toplumların belirgin biçimde temas kurmasını sağlar; bu nedenle, toplumların evrimsel geleceği, üreme yalıtımı evrimleştirip evrimleştirmediklerine bağımlı olacaktır. İnsanlar bilerek ya da bilmeyerek pek çok türü yeni alanlara sokmuşlardır. Bu türlerin bazıları yerli toplumlarla melezleşmişlerdir (Abbot 1992) ve pek çok yerli tür on yıllar içinde yayılım alanlarını önemli oranda genişletmiştir. Pleistosendeki buzul dönemlerinden sonra, çok büyük sayıda türün ayrık toplumları yayılım alanlarını genişletmiş, birbirileriyle karşılaşmışlar ve pek çok durumda da birbirileriyle çiftleşerek üremişlerdir. Gelecekte iklimde gerçekleşecek değişimlerin şu anki bazı toplumları benzer şekilde etkileyeceği kuşkusuzdur.

İlke olarak, ayrı yurtlu (allopatrik) toplumlar arasındaki üreme yalıtımı deneysel olarak sınanabilir ve böyle sınamalar, laboratuvar ya da yetiştirme bahçesinde biraraya getirilen, *Drosophila* ve pek çok diğer canlı için gerçekleştirilmiştir. Pek çok canlı için, bununla birlikte, böyle sınamalar yapmak uygun değildir (ancak, böyle çalışmaların sadece pratik nedenlerden yapılamayışı üreme yalıtımı kavramını geçersiz kılmayacaktır). Pratikte, bu nedenlerden dolayı, ayrı yurtlu toplumların sınıflandırılması (yani, adlandırılması), sıklıkla, bir parça keyfidir. Genellikle, ayrı yurtlu toplumlar, fenotip ya da DNA dizisindeki farklılıkları aynı gruptaki simpatrik türler oranında büyük olduğunda, tür olarak sınıflandırılmışlardır.

Tür kavramlarının çatışması

BTK ve FTK 'nın savunucuları toplumları gözlenen iki durumda farklı şekillerde sınıflandırma eğilimindedir. Birincisi; FTK savunucuları ayrı yurtlu toplumlar sabitlenmiş özellikleri ile ayrılabiliyorlarsa onları tür kabul eder, ancak tanımlamada kullanılan farklılıklar küçükse, BTK savunucuları, toplumları tek bir türe ait coğrafi değişkenlik durumları olarak tanımlayabilir.

İkincisi; bazı durumlarda, yaygın bir türün yerel toplumu, birbileriyle uyuşan diğer toplumlarla arasında üreme yalıtımı evrimleştirir. Filogenetik inceleme, böy-



Şekil 15.4 Güve cinsi *Greya*'da bazı türlerin ve toplumların mitokondri DNA dizi verilerine göre filogenisi. Bu örüntü, atasal *G. piperella*'nın bir yerel toplumunun üreme yalıtımı evrimleştirip ayrımlaşmış bir biyolojik tür, *G. mitellae*, oluşturduğunda beklenen bir durumu yansıtmaktadır. Biyolojik tür kavramına göre *G. mitellae* ve *G. piperella* ayrı türlerdir ve bunlardan biri (*G. piperella*) komşu yurtlu türdür. Filogenetik tür kavramına göre, *G. mitellae* tür olarak tanınacaksa, *G. piperella*'nın çeşitli toplumlarının da tür olarak tanınması gerekir (Harrison 1998).

le bir durumda, "yeni" türün "eski" türün bazı toplumlarına, "eski" toplumların birbirine gösterdiği yakınlıktan, daha yakın olduğunu ortaya çıkarabilir. BTK çerçevesinde, her iki tür de tanınacaktır ki bunlardan biri komşu yurtludur (Şekil 15.4). (Komşu yurtlu bir taksonun, o taksona ait üyelerin ortak atalarından türeyenlerin bir ya da bir kaçından yoksun bulunduğunu ve komşu yurtlu taksonların, sınıflandırmanın kladistik felsefesi dahilinde kabul edilemez olduğunu Bölüm 3 'ten anımsayın). FTK çerçevesinde ise, komşu yurtlu gruba ait çeşitli, birbirinden farklı toplum farklı türler olarak adlandırılabilmektedir.

Gen Akışının Engellenmesi

Biyolojik türler arasındaki gen akışı, sıklıkla YALITIM MEKANIZMALARI olarak adlandırılmış ancak bizim yalıtım engelleri ya da GEN AKIŞI ENGELLERI diyeceğimiz biyolojik farklılıklar ile büyük oranda ya da tamamen engellenir. BTK çerçevesinde, bu nedenle, *ortak bir atasal türden iki türün ortaya çıkması demek olan türleşme gen akışı engellerinin evrimleşmesini içerir*. Yukarıda işaret ettiğimiz gibi, sadece fiziksel yalıtım varlığı toplumları tür olarak tanımlamaya yetmez. Bununla birlikte, coğrafya ya da diğer engellerden kaynaklanan yalıtımın türün oluşmasında önemli rolü olduğu kabul edilir.

BTK'da tasarlandığı gibi, melez kısırlığının tür ölçütü olduğunu düşünmek yanlıştır. Pek çok yalıtım engeli vardır (Çizelge 15.2). En önemli farklı yalıtım engelleri zigot öncesi ve zigot sonrası şeklinde tanımlanır. Zigot öncesi engellerin çoğu çiftleşme öncesi engelidir. Bununla birlikte, bazı türlerin yalıtımı çiftleşme sonrası gerçekleşen zigot öncesi biçimdedir. Bu engellerden her hangi biri kısmi nitelikte olabilir; örneğin, türler arası çiftleşme düşük bir oranda gerçekleşebilir, ya da melez yavruların verimliliği düşük olabilir ("kısmi kısırlık").

Çiftleşme öncesi engeller

Çiftleşme öncesi engeller gametlerin türün diğer üyelerine aktarılmasını önler (ya da aktarılma olasılığını azaltır).

EKOLOJİK YALITIM. Pek çok tür yılın farklı zamanlarında çoğalır (mevsimsel yalıtım). Örneğin, Birleşik Devletler'in kuzeydoğusunda yaşayan yakın akraba iki çayır cırcırböceği (*Gryllus pennsylvanicus* ve *G. veletis*) üreme yaşlarına, sırasıyla, sonbahar ve ilk baharda erişirler (Harrison 1979). Bazı türler yaşadıkları yer açısından yalıtılırlar ve bu nedenle potansiyel bir eş ile nadiren karşılaşırlar. Örneğin, otobur hanımböceğinin iki Japon türü (*Henosepilancha nipponica* ve *H. yasutomii*), sırasıyla, devedikeni (*Cirsium*) ve tahta biti otu (*Caulophyllum*) ile beslenirler. Her tür yalnızca kendi konak bitkisi üzerinde çiftleşir ve bu ekolojik yalıtım gen alışverişine karşı yapılan tek engel olarak gözükmektedir (Katakura ve Hosogai 1994). Yaşanılan ortamın düzeninin bozulması bazen ekolojik yalıtımı kırmaktadır; örneğin, yabani süsen türleri olan *Iris fulva* ve *I. hexagona* yaşama ortamlarının (sırasıyla, nehrin bataklığa çıktığı kollar ve bataklıklar) bozulduğu Louisiana'da melezleşirler (Nason vd. 1992).

DAVRANIŞSAL YALITIM. Hayvanlarda davranışsal yalıtım (EŞEYSEL YALITIM ya da ETOLOJİK YALITIM da denir) birbiriyle sıklıkla karşılaşabilen, ancak çiftleşmeyen, aynı yurtlu türler açısından önemli bir gen akışı engelidir. Bir türün özel eş tanıma sistemi olası eşler arasındaki işaret ve yanıtlardan oluşur (Paterson 1985); eşeylerden

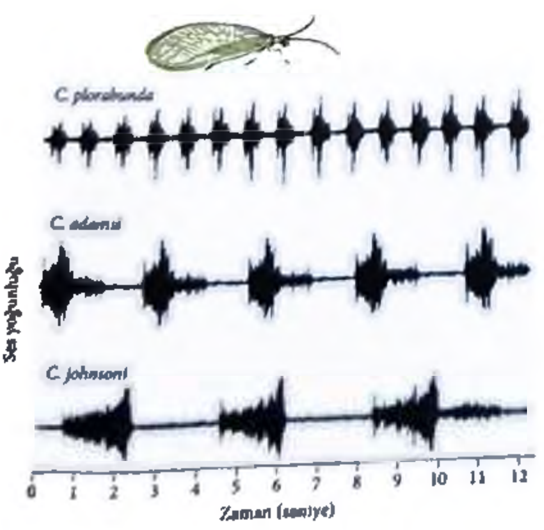
TABLO 15.2 Bazı tür kavramları

I. *Çiftleşme öncesi engeller*: Diğer türlerin üyelerine eşey hücresi taşınmasını önleyen özellikler.
- A. Ekolojik yalıtım: Olası eşler (aynı yurtlu olmalarına karşın) karşılaşmazlar
  1. Zamansal Yalıtım (toplumlar farklı mevsimlerde ya da günün farklı zamanlarında çiftleşme gösterirler)
  2. Yaşam alanı yalıtımı (toplumlar aynı genel alan içindeki farklı habitatlarda çiftleşme eğilimindedirler; böylece, mekansal açıdan ayrılmış olurlar.)
- B. Olası eşler karşılaşır ancak çiftleşmezler
  1. Davranışsal (eşeysel ya da etolojik) yalıtım (hayvanlarda; farklılıklar toplumlara ait bireyler arasında çiftleşmeyi engeller.)
  2. Tozlaştırıcı yalıtımı (bitkilerde; toplumlar farklı hayvan türleri ile ya da tek bir tozlaştırıcının farklı vücut parçalarını kullanarak polen aktarımı yaparlar; bu durum ekolojik yalıtım olarak da sınıflandırılabilir)

II. *Çiftleşme sonrası, zigot öncesi engeller*: Çiftleşme ya da eşey hücresi aktarımı oluşur, ancak zigot meydana gelmez.
- A. Mekanik yalıtım (birleşme olur, ancak, üreme yapılarının mekanik uyuşmazlığı yüzünden eşey hücresi aktarımı gerçekleşmez)
- B. Çiftleşmeye ilişkin davranışsal yalıtım (çiftleşme sırasındaki davranış ya da cinsel organın doğru uyarım yapmaması nedeniyle döllenme gerçekleşmez)
- C. Eşey hücresi yalıtımı [doğru eşey hücresi aktarımının ya da döllenmenin yapılamaması; bunun nedeni, içsel bir uyuşmazlık ya da aynı türden ve ayrı türlerden eşey hücreleri arasında bir çekişmenin (aynı türlü sperm önceliği ya da polen tübü önceliği) olmasıdır].

III. *Zigot sonrası engeller*: Melez zigotlar oluşur ancak bunların uyum başarısı düşüktür
- A. Çevresel (uyum başarısı ortama bağımlıdır)
  1. Ekolojik yaşamazlık (Melezlerin çekişme açısından eşit olabileceği ekolojik nişler bulunmaz)
  2. Davranışsal kısırlık (melezler eş bulma açısından atasal türlerden daha az başarılıdır)
- B. İçsel (Melez uyum başarısı çevreden görece bağımsız sorunlardan ötürü düşüktür)
  1. Melez yaşamazlığı (gelişimsel sorunlar yaşarlığı azaltır)
  2. Melez kısırlığı (genellikle, eşey hücresi oluşturma yeteneğinin düşmesinden kaynaklanır; normal kur yapmayı engelleyen nörolojik yetersizlik şeklinde, "davanışsal kısırlık" anlamına da gelir.

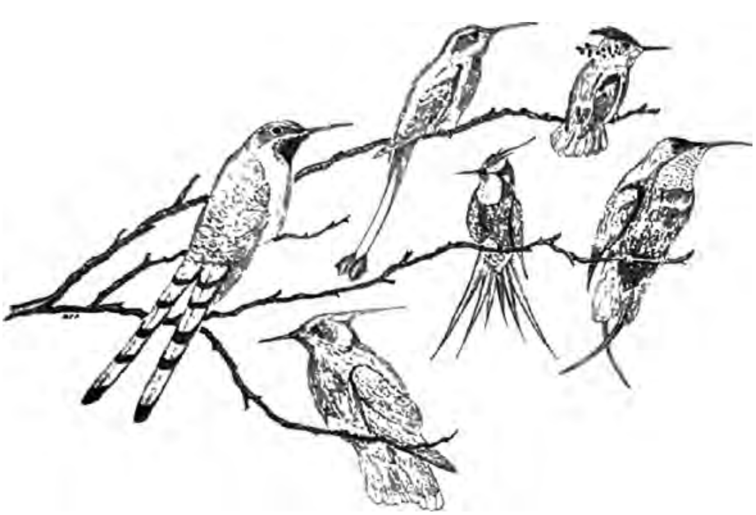
Kaynak: Coyne and Orr 2004



Şekil 15.5 Morfolojik açıdan birbirinden farksız üç yeşil zarkanatlı (*Chrysoperla*) türünün şarkılarına ait osilogramlar. Her osilogram, zamana karşı amplitüd konularak çizilmiş bir grafiği göstermektedir. Türlerden ikisi, *C. adamsi* ve *C. johnsoni*, şarkılar ve DNA farklılıkları çalışıldığında ayrı türler olduklarının saptanmasının ardından, yakın bir zaman önce tanınmış ve adlandırılmışlardır (Martinez Wells ve Henry 1992a'dan).

biri (sıklıkla, dişi) uygun olmayan işaretlere yanıt vermez. Örneğin, morfolojik olarak birbirinden farksız üç yeşil zarkanatlı (*Chrysoperla*) türünde, bir erkek ve dişi, erkeğin başlattığı ve karınlarını titreştirerek çıkardıkları düşük sıklıklı seslerden oluşan bir düet yaparlar (Martinez Wells ve Henry 1992b). Dişi erkeğin şarkısına şarkıyla yanıt vermedikçe çiftleşme gerçekleşmez. Türlerin birbirinden son derece farklı şarkıları vardır (Şekil 15.5); dişiler kendi türlerden alınan teyp kayıtlarına, diğer türlerinkinden alınana göre, çok daha sık biçimde yanıt verirler. Üstelik, melezlerin oluşturduğu iki tür arası şarkıları da fark edip ayırırlar.

Pek çok hayvandaki (örn., pek çok memeli ve böcekteki) eşeysel yalıtım kimyasal çiftleşme işaretlerindeki (feromonlardaki) farklılıklara dayanır. Diğer pek çok grup (örn., pek çok kuş, balık ve sıçrayan örümceklerde) kur gösterilerinde, bazen akustik ve kimyasal sinyallerin izlediği, görsel işaretler kullanırlar (Şekil 15.6). Pek çok canlı-



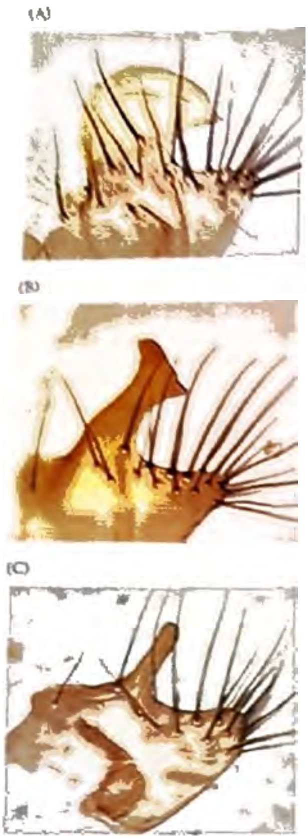
Şekil 15.6 Parlak renk desenleri, gösterişli göğüs ve kuyruk tüyleri gibi ikincil eşey özellikleri erkek sinek kuşları arasında büyük çeşitlilik gösterir. Kur davranışlarında açık biçimde kullanılan bu özelliklerin üreme yalıtımına katkıda bulunduğu şüphesizdir. Farklı türlerin dişileri birbirlerine daha çok benzerler. (Soldan sağa, yukarıda: *Sappho sparganura*, *Ocreatus underwoodii*, *Lophornis ornata*; aşağıda: *Stephanotis lalandi*, *Popelairia popelairii*, *Topaza pella*) (A. B. Singer'ın Skutch 1973'deki resimlerinden).

da, kur işaretleri saptanmamıştır. Bununla birlikte, deneysel ortamlarda gerçekleşen aynı türlü ve ayrı türlü çiftleşmelerin sıklıklarının karşılaştırılmasıyla eşeysel yalıtımı ölçmek olanaklıdır.

Bitkilerde, davranışsal yalıtıma en yakın durum, farklı türlerin çiçeğin renk, biçim ya da kokusundaki farklılıklarına yanıt veren, farklı tozlaştırıcı hayvan türleriyle tozlaşmasında görülür (Grant 1971). Örneğin, maymun çiçeği *Mimulus lewisii*, cinsin diğer pek çok üyesi gibi, arılarla döllenir ve olasılıkla arıları nektara çekmekte iş gören, geniş korallalı ve kenarları sarı tüylü pembe çiçeklere sahiptir. Yakın akrabası olan *M. Ccardinalis*'in ise dar, kırmızı ve yumru bir korallası vardır ve sinekkuşlarıyla tozlaşır (Schemske ve Bradshaw 1999); Şekil 15.7). Bazı bitkiler, poleni tozlaştırıcının vücuduna koydukları bölge açısından farklıdırlar. Örneğin, İsveç orkideleri olan *Platanthera bifolia* ve *P. chlorantha*, polliniya (polen kütleleri) arasındaki açıklık bakımından farklıdırlar; *P. bifolia*'nın polliniyası pulkanatlıların probosisine tutturulurken, *P. chlorantha*'nınki gözlerine tutturulur. Çiçek biçimi ve



Şekil 15.7 (A) *Mimulus lewisii*, pek çok arıyla tozlaşan çiçeğin tipik özelliği olan, dışa genişlemiş petallere sahiptir. (B) *M. lewisii* ve *M. cardinalis*'in bir F_1 melezi. (C) *Mimulus cardinalis*, pek çok kuşla tozlaşan bitkide bağımsız olarak evrimleşip oluşan kırmızı renge ve borumsu bir biçime sahiptir. (D-F) Bradshaw ve Schemske'nin incelemek için kullandığı, iki türün bazı F_2 melezleri (Schemske ve Bradshaw 1999'dan).



Şekil 15.8 *Drosophila*'nın üç yakın akraba türünde, erkeklerin cinsel organında bulunan kemerimsi yapıda yer alan lob. (A) *D. simulans*, (B) *D. sechellia*, (C) *D. mauritiana*. Bu türleri ayırdetmek için kullanılan neredeyse tek morfolojik özellik budur. Cinsel organ farklılıkları, türler çiftleştiklerinde, üreme yalıtımına katkı yapabilirler (Fotoğraf J. R. True'nun izniyle.).

koku farklılıklarından
rini kendilerine çekerl

Çiftleşme sonrası, zi

Eşleşme öncesi ve zig
leşmiş olsa bile, melez
bulunmaktadır. Pek ç
türlerin cinsel organları morfolojik açıdan farklıdır ve bu nedenle uzun zaman önce her türün erkek cinsel organının, yalnızca aynı türlü dişilerin "kilidini" açabilecek bir "anahtar" olduğu ileri sürülmüştür. Yalnızca birkaç çalışma bu varsayımı desteklemektedir, ancak bir erkeğin cinsel organı uygun dokunsal uyarımı sağlamadığı takdirde dişilerin çiftleşmeyi sonlandırdığı ve sperm aktarımını engellediğini gösteren güçlü kanıtlar vardır (Eberhard 1996; Şekil 15.8).

Spermin aktarılması spermin bir dişinin yumurtalarını dölleyeceği anlamına gelmez. Cırcırböceklerinden (*Nemobius*) gibi bazı böceklerde, başka bir türün spermi, dişi sadece o erkekle çiftleşmişse, döllemeyi gerçekleştirir ancak dişi aynı zamanda kendi türünün erkeğiyle de eşleşmişse, yalnızca kendi türünden olan erkeğin spermi yumurtalarını başarıyla döller. Bu olgu AYNI TÜRLÜ SPERM ÖNCELİĞİ olarak bilinir (Howard 1999). Benzer bir durum bazı bitkilerde de söz konusudur; ayrı bir türün poleni stilden aşağı doğru gelişerek ovullere ulaşma açısından aynı türün poleni kadar başarılı değildir.

GAMETİK YALITIM farklı türlerin gametleri birleşemediklerinde ortaya çıkar. Bu yalıtım yumurta ve spermlerini suya bırakan deniz omurgasız türlerinin dış döllenme yapan pek çok türü açısından önemlidir. Spermin bir yumurtaya tutunması ve içine girmesi hücre yüzey proteinlerince belirlendiğinden, bu proteinlerindeki farklılaşma gametik yalıtıma yol açar (Palumbi 1998). Abalon türlerinde (büyük karından bacaklılar) sperm proteini olan lizin yalnızca aynı türlü yumurtaların vitellin zarını çözer ve böylece spermin girişi sağlanır. Ayrı türe ait yumurtaların ve spermin birleşememesi, abalon türleri arasında, hem lizin hem de etkileştiği vitellin zar proteinin amino asit dizileri açısından gerçekleşen yüksek farklılaşma hızıyla ilişkilidir (Galindo vd. 2003; bkz. Bölüm 19).

Zigot sonrası engeller

Zigot sonrası engeller normal durumda atasal toplumlarla geri çaprazlanabilecek, gen alışverişinde bulunabilecek melez zigotların yaşarlık ve üreme hızlarının düşük olması sonucu oluşur. Bu engeller bazen, etkilerinin çevreye bağımlı olup olmamasına göre, "dışsal" ya da "içsel" olarak sınıflanırlırlar.

MELEZ YAŞAMAZLIĞI. Türler arası melezlerin yaşarlık oranları sıklıkla (her zaman değil) melez olmayanlardan daha düşüktür. Çoğu durumda ölüm içseldir; embriyonik dönemde çevreden bağımsız şekilde gerçekleşen gelişim bozukluklarından kaynaklanır. Melezlerin ölmesine yol açan gelişim bozuklukları hakkında az şey bilinmektedir. Özellikle bitkilerde, melez yaşamazlığı dışsal olabilir; ara nitelikte ya da bozulmuş olan habitatlarda melezlerin gösterdiği yaşarlık, atasal türlerin habitatlarında gösterdiklerinden daha yüksek olabilmektedir (Anderson 1949; Cruzan ve Arnold 1993).

MELEZ KISIRLIĞI. Pek çok melezin düşük verimliliği, indirgemeli hücre bölümesi (mayoz) sırasında bazı BOZUK TAKIMLI (ANÖPLOİD) eşey hücrelerinde kromozomların ayrılmasına (yani, dengesiz kromozom takımı taşıyan eşey hücreleri) yol açan *kromozomlar arasındaki yapısal farklılıklar* ile ya da iki atadan gelen *genler arasındaki farklılıklar* (ki bunlar uyumsuz etkileşimler yaratır) ile meydana getirilir. Bu iki nedeni birbirinden ayırmak zordur ve kromozom yapısındaki farklılıkların ne sıklıkla verimliliği azalttığı açık değildir (King 1993; Rieseberg 2001).

Melez yaşamazlığı açısından kimi zaman doğru olduğu gibi, melez kısırlığı da sıklıkla HETEROGAMETİK eşey ile sınırlıdır (heterogametik eşey, iki farklı kromozom

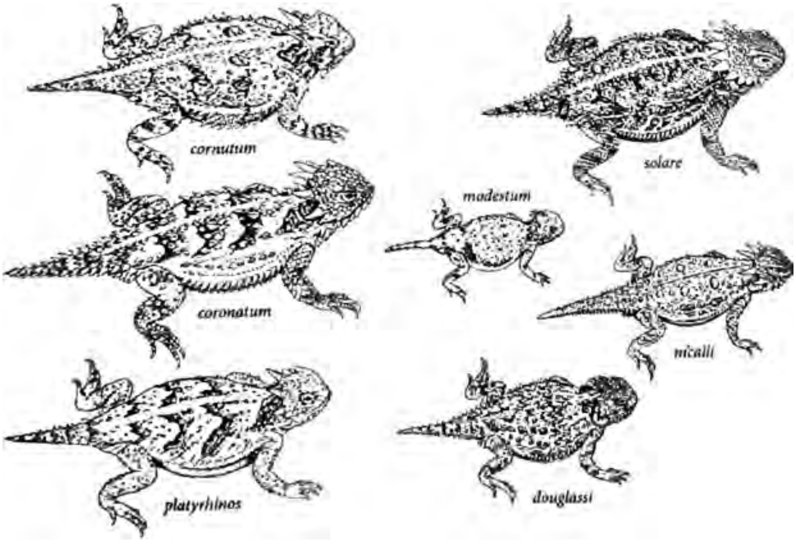
taşıma ya da yalnızca bir eşey kromozomu taşıma anlamına gelir. HOMOGAMETİK eşey, aynı çeşitten iki eşey kromozomu taşınması demektir. Memelilerde ve pek çok böcekte erkek heterogametiktir; kuşlar ve kelebeklerde dişi heterogametiktir.). Bu genellemeye **Haldane kuralı** adı verilir ve türleşme konusunda yapılabilcek en tutarlı genellemelerden biri olarak görünmektedir (Coyne ve Orr 1989b).

Melez kısırlığı ve yaşamazlığı yalnızca F_1 melezlerinde değil, F_2 ve geriçapraz döllerinde de görülür. Bu olgu hem farklı türler arasında hem de aynı türün farklı coğrafi toplumları arasındaki çaprazlarda gözlenmiştir ve uyum başarısındaki **F_2 yıkımı** olarak bilinir. Örneğin, *Drosophila pseudoobscura*'nın California ve Utah toplumları arasındaki çaprazdan gelen F_2 larvalarının yaşayabilirliğinin her bir "saf" toplumda gözlenenden düşük olduğu bulunmuştur. Bu gözlem, F_1 kuşağındaki yeniden birleşim çeşitli sayıda "uyumsuz" alel kombinasyonları yarattığı şeklinde açıklanmıştır. Buna karşılık, aynı toplumdaki farklı lokuslara ait aleller, olasılıkla, uyumlu kombinasyonlar oluşturmak için seçilmiş durumdadırlar. Bunlar BİRLİKTE UYUM YAPMIŞ olarak tanımlanır ve her bir toplumun **birlikte uyum yapmış gen havuzuna** sahip olduğu söylenir (Dobzhansky 1955).

Türlerin Tanınması

Biyolojik türler üreme açısından yalıtılmış toplumlar olarak *tanımlanır* ancak türleri *tanımak*, uygulamada onları ayırt etmek çiftleşerek üreme eğilimlerini ya da verimli yavrular oluşturma yeteneklerini nadiren doğrudan sınayarak yapılır. Türler fenotipik farklılık derecesi temelinde tanımlanmasalar bile, morfolojik ve diğer fenotipik özellikler türleri tanımak için genellikle kullanılan kanıtlardır (Şekil 15.9). Morfolojik ve diğer fenotipik özellikler, mantıklı şekilde açıklandıklarında, üreme yalıtımını ya da aynı yurtlu toplumların birliğini saptamak için *belirteç* olarak iş görürler. Aynı yurtlu canlılardan oluşmuş bir örneklem iki ya da daha fazla özellik açısından farklı olan iki kümeye ayrılıyorsa, iki farklı tür var demektir.

Bu çeşit fenotipik farklılıklar gen alışverişine olan bir engele ne oranda işaret ederler? Temel toplum genetiğinden biliyoruz ki (bkz. Bölüm 9), çiftleşmenin rasgele olduğu bir toplumdaki bir lokus Hardy-Weinberg genotip sıklıklarına büyük yakınlıkla uyacaktır. Dahası, oldukça güçlü bir seçilim olmadığı ve yeniden birleşim baskılandığı sürece, iki ya da daha fazla sayıdaki lokus bağlantı dengesinde olacaktır. Bu lokuslar, şöyle ya da böyle birikimli kalıtılan bir özelliği etkiliyorlarsa, bu özelliğin değişkenliği tek zirveli, şöyle ya da böyle normal bir dağılım sergileyecektir. Lokuslar farklı özellikleri etkiliyorsa, bu özelliklerdeki değişkenlik, olasılıkla, güçlü bir korelasyon sergilemeyecektir. Tersine, eğer bir örneklem



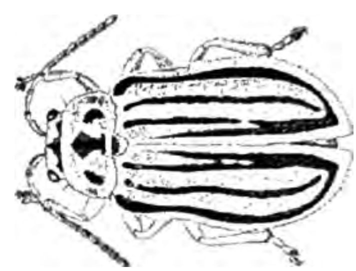
Şekil 15.9 Morfolojik özellikler kullanılarak tanısı yapılan türlere bir örnek. Kuzey Amerika'da yaşayan bu yedi boynuzlu kertenkele (*Phyrnosoma*) türü vücut büyüklüğü ve oranları, renk örüntüsü ve habitat açısından olduğu kadar, boynuzların ve pulların sayısı, büyüklüğü ve düzenlenmesi ile de tanınabilir (Stebbins 1954'ten).

KUTU 15B Yeni Bir Türün Tanısı

Yaprak kınkanatlı cinsi *Ophraella'* ya ait türlerin her biri bir ya da birkaç akraba bitki türüyle beslenirler.Örneğin, *O. notulata*'ya, Birleşik Devletler'in doğu sahilinde yayılan yalnızca iki *Iva* türünde raslanılmıştır. Bu tür, her kanat örtüsündeki siyah çizgilerin sayısı ve örüntüsü kullanılarak diğer *Ophraella* türlerinden kolaylıkla ayırılır.

Florida'da yaşayan bazı yaprak kınkanatlıları *O. notulata*'ya çok benzerler, ancak bunlara *Ambrosia artemisiifoli* üzerinde raslanılır. Bu konak ilişkisi, bu kınkanatlıların farklı türler olduğunu düşündürmüştü. Bu cinsi ele alan daha geniş bir çalışmada, hem *Ambrosia* hem de *Iva*' dan kınkanatlı örneklerini Florida boyunca topladım ve enzim elektroforezi ile inceledim (Futuyma 1991). Aynı bölgedeki bitkilerden gelen örnekler de bile, *Iva* ve *Ambrosia* örnekleri arasında tutarlı alel sıklığı farkları olduğunu buldum. En sıradışı durum da, bir alelin *Ambrosia*'dan gelen örneklerdeki sıklığı 0.968 olmasına karşın,bu alel *Iva* örneklerinde bulunmuyordu ve bir başka alelin sıklığı 0.989 idi.Hiç bir örnekte, melezleşmeye işaret eden, heterozigotlar bulunmamaktaydı. Böylece, bu genetik belirteçler üreme açısından yalıtılmış iki gen havuzunun varlığına işaret ediyordu.

Daha sonra, *Iva* ve *Ambrosia*'dan gelen kınkanatlı örneklerinin, ağız parçalarından birinin şekli ve ayakların bağıl uzunluğu gibi, bir kaç morfolojik özellik açısından da farklı oldukları dikkatli bir incelemenin ardından ortaya çıktı. Bu morfolojik özelliklerden hiç biri, bir türün tüm bireylerini diğer türün tüm bireylerinden ayırmaya yetmemekteydi.Sonraki çalışmalar, erginlerin ve yumurtadan yeni çıkan larvaların fırsat verildiğinde kendi doğal konaklarını (*Ambrosia* ya da *Iva*) seçtiklerini, kınkanatlıların tercihen kendi türlerinin bireyleriyle eşleştiklerini ortaya çıkardı. Laboratuvar çaprazlarında, *Ambrosia* dişileri ile *Iva* erkeklerinin eşleşmesiyle yaşayabilir yumurtalar elde edildi, ancak bunun tersi mümkün olmadı. Melez larvalardan bir kaç tanesi erginliğe ulaştı ve bunlardan hiç biri yumurta bırakmadı. Bütün bu kanıtlardan yola çıkarak, *Ambrosia* ile ilişkili formun-ekolog Lawrence Slobodkin'in onuruna *Ophraella slobodkini* adını verdim-*O.notulata*'nın kardeş bir türü olduğuna karar verdim.



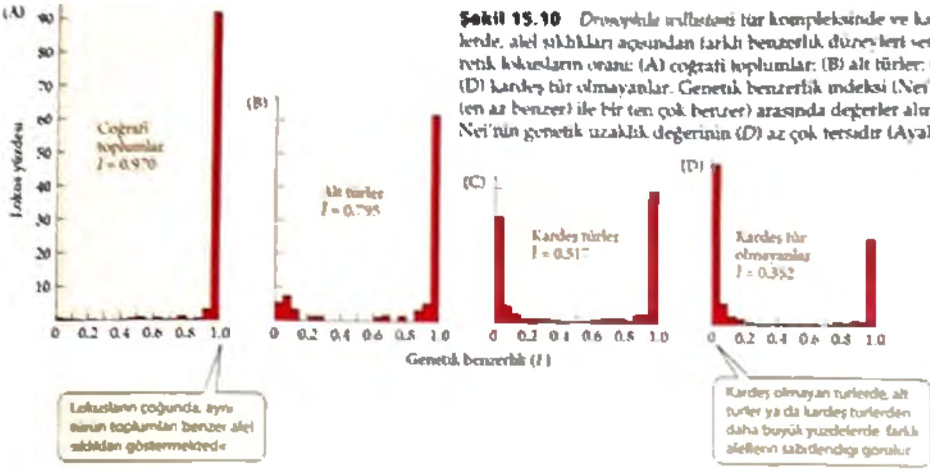
iki (ya da daha fazla) üreme açısından yalıtılmış, farklı alel sıklıkları olan toplum içeriyorsa, o zaman tek bir lokusun, Hardy-Weinberg'den beklenenle karşılaştırıldığında, heterozigot azlığı sergilediği görülecektir; bir çokgenli özellikteki değişkenlik bimodal bir dağılıma sahip olabilir; ve birbirinden farklı, genetik açıdan bağımsız özellikler güçlü bir korelasyon içinde olabilirler. (Bu ilkelerin uygulandığı bir örnek için Kutu B'ye bkz.). Bu ilkeler temelinde, iki ya da daha fazla lokustaki moleküler belirteçler üreme yalıtımına, fenotipik özelliklerden bile daha açık biçimde işaret ederler.

Türler Arasındaki Farklılıklar

Türler arasındaki farklılıklardan bazıları üreme yalıtımından sorumlu olanlardır. Diğerleri sıcaklık hoşgörüsü ve habitat kullanımı gibi, ekolojik etkenlere ilişkin uyumsal farklılıklardır; daha başkaları ise mutasyon ve genetik sürüklenme ile ortaya çıkmış büyük olasılıkla yansız farklılıklardır. Böylesi bir özellik farklılığından her hangi biri, kısmen, coğrafi olarak ayrılmış toplumlarda farklı türlere dönüşümden *önce*, kısmen türleşme süreci *sırasında*, kısmen de üreme engelleri ortaya çıktıktan *sonra* evrimleşmiş olabilir.

Türlerin kademeli olarak ayrılmalarını gösteren pek çok çalışma vardır. Örneğin, *Drosophila willistoni* grubunda, allozim farklılıkları, alt türler arasında aynı alt türün coğrafi toplumları arasındakine oranla daha büyüktür (Şekil 15.10).

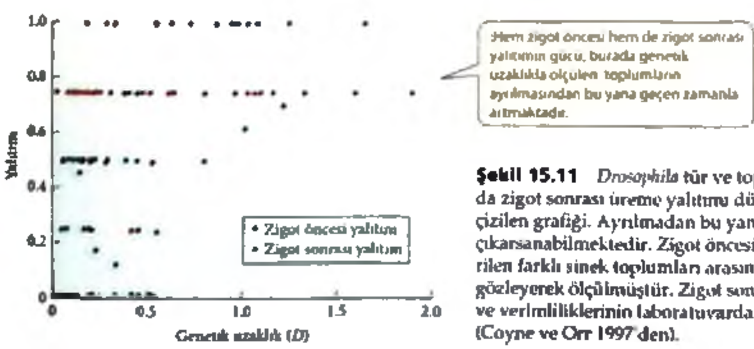
Allozim alel sıklıklarındaki farklılığın derecesi şeklinde ölçülen toplumlar arasındaki genetik uzaklık (*D*), çeşitli toplum ya da tür çiftleri arasındaki ayrılma zamanlarını hesaplamak için uygun bir "moleküler" saat olarak kullanılabilir. Jerry Coyne ve Allen Orr (1989a, 1997) üreme yalıtımının evrimleştiği zamansal örüntüyü grafiğe geçirmek için böyle bir bilgiyi kullanmışlardır. Drosophila toplumları ya



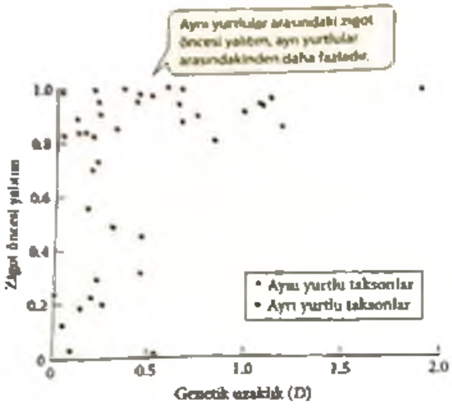
Şekil 15.10 *Drosophila willistoni* tür kompleksinde ve kardeş olmayan türlerde, alel sıklıkları açısından farklı benzerlik düzeyleri sergileyen elektroforetik lokusların oranı: (A) coğrafi toplumlar; (B) alt türler; (C) kardeş türler; (D) kardeş tür olmayanlar. Genetik benzerlik indeksi (Nei'nin *I* değeri) sıfır (en az benzer) ile bir (en çok benzer) arasında değerler alır. Nei'nin *I* değeri, Nei'nin genetik uzaklık değerinin (*D*) az çok tersidir (Ayala vd. 1974'den).

da türlerinin pek çok kombinasyonu ile gerçekleştirilen ve önceki 60 yıl boyunca yayınlanan üreme yalıtımı çalışmalarını bir araya getirmişlerdir. Ulaştıkları önemli sonuçlar şunlardır:

1. Hem zigot öncesi hem de zigot sonrası yalıtımın gücü toplumların arasındaki ayrımlaşma zamanı arttıkça artmaktadır (Şekil 15.11). Bir başka deyişle, türleşme kademeli gerçekleşen bir süreçtir.
2. Tam bir üreme izolasyonu olması için geçmesi gereken süre çeşitlilik göstermekle birlikte, *D* yaklaşık olarak 0.30-0.53 olduğunda üreme yalıtımı gerçekleşmektedir ve bu (taşıllaşmış birkaç *Drosophila*'dan yola çıkılarak ayarı yapılan moleküler saate göre) yaklaşık 1.5-3.5 milyon yıla karşılık gelmektedir. Bununla birlikte, tam olarak ayrımlaşmış önemli sayıda tür 1 milyon yıldan kısa bir sürede evrimleşmiş gözükmektedir.
3. Kısa zaman önce ayrılmış toplumlar ya da türler arasında, genel olarak, çiftleşme öncesi yalıtım, zigot sonrası yalıtıma (melez kısırlığı ya da yaşamazlığına) oranla daha güçlü biçimde gen alışverişini engellemektedir. Bununla birlikte, Coyne ve Orr'un sonuçlarında, bu durum tamamen aynı yurtlu taksonlardan kaynaklanmaktadır. Araştırıcılar, aynı yurtlu takson çiftleri arasındaki zigot öncesi yalıtımın ayrı yurtlu çiftler arasındakinden daha güçlü olduğunu bulmuşlardı (Şekil 15.12). Bu bulgu, sonraki bölümde göreceğimiz gibi, eşeysel yalıtımın melezleşmeyi önlemek için evrimleşip evrimleşmediği hakkındaki bir tartışmayla ilgilidir.
4. Türleşmenin erken evrelerinde, melez kısırlığı ya da yaşamazlığı hemen her durumda yalnızca erkeklerde görülmektedir; dişi kısırlığı ya da yaşamazlığı sadece taksonlar eski olduğunda görülen bir durumdur. Böylelikle, zigot sonrası yalıtım erkeklerde dişilere oranla daha hızlı evrimleşir.



Şekil 15.11 *Drosophila* tür ve toplum çiftleri arasındaki zigot öncesi ya da zigot sonrası üreme yalıtımı düzeyinin genetik uzaklıkğa (*D*) karşı çizilen grafiği. Ayrılmadan bu yana geçen zaman, genetik uzaklıktan çıkarsanabilmektedir. Zigot öncesi yalıtım, laboratuvarda bir araya getirilen farklı sinek toplumları arasında çiftleşenlere karşı çiftleşmeyenleri gözleyerek ölçülmüştür. Zigot sonrası yalıtım, melez bireylerin yaşarlık ve verimliliklerinin laboratuvarda yapılan ölçümlerine dayanmaktadır (Coyne ve Orr 1997'den).



Şekil 15.12 *Drosophila*'da ayrı yurtlu ve aynı yurtlu toplum çiftlerinin arasındaki zigot öncesi yalıtım düzeyi ve genetik uzaklık (*D*). Yakın zaman önce ayrılma anlamına gelen düşük genetik uzaklıklarda aynı yurtlular arasındaki yalıtım, ayrı yurtlular arasındaki yalıtımdan daha fazladır (Coyne ve Orr 1997'den).

Genetik farklılıklar iki tür tam üreme yalıtımına ulaştıktan çok sonrasına dek birikmeye devam ettiği için, mevcut durumda üreme yalıtımı sağlayan kimi genler, hatta özellikler, türü oluşturma önceliklerini yitirmiş olabilirler. Bu nedenle, gözlenebilen üreme engellerinden ya da melez kısırlığı oluşturabilen pek çok gen farklılığından hangisinin türleşmenin nedeni olduğunu söylemek son derece güç olmaktadır. Böyle bir bilgiye ulaşmak, üreme yalıtımına ancak oldukça kısa süre önce ulaşmış toplumların çalışılmasıyla olanaklıdır (aşağıda anlatılmaktadır).

Üreme Engellerinin Genetik Temeli

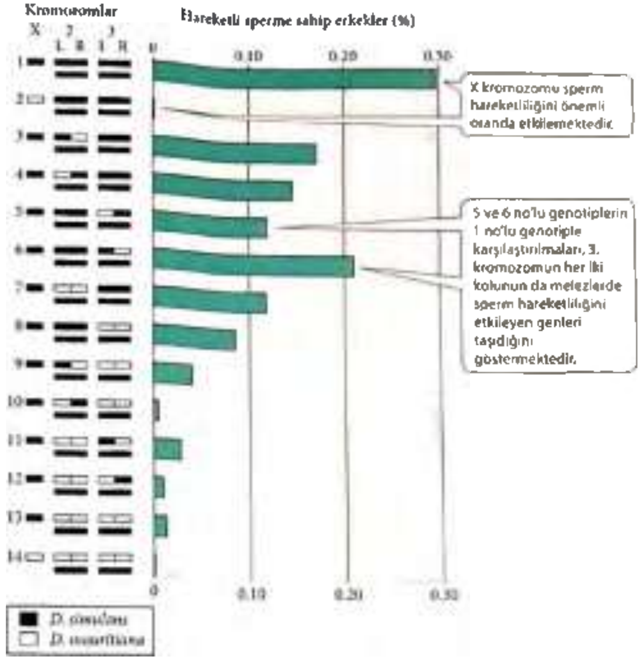
Gen alışverişine olan engelleri incelerken, türleşme için gereken genetik farklılıkların bir kaç ya da pek çok geni mi kapsadığını ve bu genlerin nasıl etkinlik gösterdiğini bilmek isteriz. Bazı genetik farklılıklar türleşme olduktan *sonra* arttığından, bu soruları yanıtlamak için çok kısa süre önce türleşmiş, ya da türleşme yolunda olan toplumları karşılaştırmamız gerekir.

Üreme yalıtımını etkileyen genler

Üreme engellerinin genetiği üzerine olan en geniş bilgi bazı *Drosophila* türleri için elde edilmiştir; bunun nedeni, bu çok iyi çalışılmış türler açısından pek çok genetik belirtecin-her hangi genetik analizin sine qua non [olmazsa olmazı] öğesi-bulunuyor olmasıdır. Evrimsel sentezin en etkili isimlerinden biri olan Theodosius Dobzhansky (1936, 1937), melez kısırlığını çalışmak için genetik belirteçleri kullanan ilk araştırıcıdır. QTL haritalamasıyla (bkz. Bölüm 13) fiilen aynı olan bu yöntem, çağdaş araştırıcılar tarafından günümüzde hala kullanılmaktadır.

Jery Coyne (1984) *D. simulans* ve onun yakın akrabası *D. mauritiana* arasındaki çaprazlarda melez kısırlığını incelemiştir. F_1 melez erkekleri kısırdır ancak melez dişiler verimlidirler. Coyne *X* kromozomunda ve her iki otozomun her bir kolunda çekinik görünür mutasyonlar taşıyan bir *D. simulans* soyu kullanmıştır. Önce, *D. simulans* dişileri *D. mauritiana* erkekleriyle çaprazlandı ve ardından, verimli olan F_1 dişileri *D. simulans* erkekleriyle geri çapraza alındı. Üretilen yavrular arasında, hangi *D. simulans* kromozom kollarının homozigot durumda taşındığını gösteren bir çekinik mutant fenotip bulunuyordu. Coyne hareketli spermi olan erkekleri ve spermi hareketsiz olan erkekleri saydı (hareketsizlik erkek melez kısırlığı ile bağlantılıdır). Bir ya da daha çok çekinik belirtecin ayırdığı her bir genotip sınıfı çifti açısından sperm hareketliliği fark göstermekteydi (Şekil 15.13). Bu nedenle, her bir kromozom kolunun, *D. simulans* ve *D. mauritiana* arasındaki melez kısırlığına katkı yapan en az bir gen farklılığı taşıdığını söyleyebiliriz.

Coyne bu deneyde yalnızca beş genetik belirteç kullanmıştı ve bu nedenle melez kısırlığına katkı yapan beş bağlantılı genetik etkenden daha fazlasını saptayamazdı. Chung-I Wung vd., *Drosophila mauritiana* ve *D. sechellia X* kromozomlarının küçük bölümlerini işaretlemek için ve onları (bireysel ya da birlikte) *D. simulans*'tan türetilen bir genoma geri çaprazlamak amacıyla, çoklu moleküler belirteçler kullanmışlardır. Böyle kromozom bölümlerinden iki ya da daha fazlasını taşıdıklarında, erkeklerin verimliliği azalmıştır. Bu kısa kromozom bölümlerinden yola çıkarak, Wu vd., *X* kromozomu üzerinde sayısı 40'a varan ve bütün olarak da genomdaki sayısı 120'yi bulan gen farklılığının, bu yakın türler arasında görülen melez kısırlığına yol açabileceğini öne sürmüşlerdir (Wu ve Hollocher 1998). *Drosophila simulans* ve *D. melanogaster* kullanılarak yapılan benzer bir çalışma yaklaşık



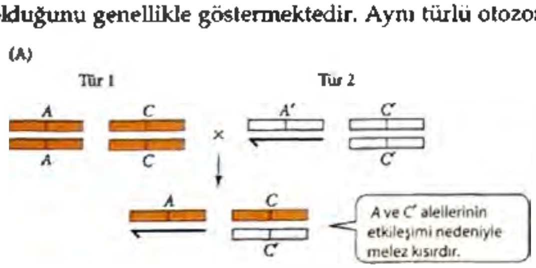
Şekil 15.13 Melez olmayan *Drosophila simulans*'ta ve *D. simulans* ve *D. mauritiana*'dan gelen çeşitli birleşimlerdeki kromozom kollarına sahip geri çapraz melezlerinde, hareketli spermi olan erkeklerin oranı. Bütün genotipler *D. simulans* *Y* kromozomu taşımaktadır (gösterilmiyor). *D. mauritiana*'dan gelen her kromozomun, standart *D. simulans* genotipine (1) oranla sperm hareketliliğini azalttığına dikkat ediniz (Coyne 1984'ten).

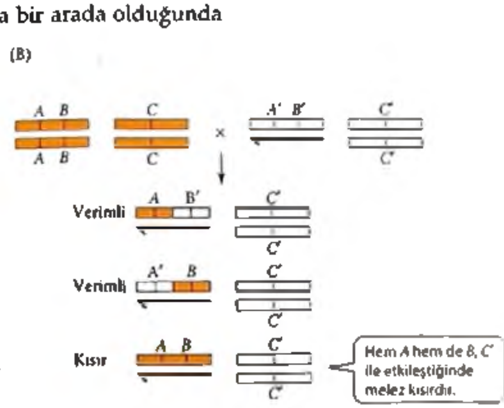
200 genin melez yaşamazlığına katkıda bulunabileceğine işaret etmektedir (Presgraves 2003).

Bununla birlikte, zigot sonrası yalıtımın gerçekleşmesi için çok daha az sayıda gen farklılığı *yeterli* olmaktadır. Colombia'da, Bogota yakınlarında bulunan bir *D. pseudoobscura* alt türünün, Birleşik Devletler'deki alt türden, 200,000 yıldan daha az bir süre önce ayrımlaştığı düşünülmektedir (bu süre *D. simulans* ve akrabalarının evrimleştiğinden daha yakın tarihlidir). İki alt tür arasındaki iki olası çaprazın birinden gelen erkek melezler kısırdır ve kısırlığın sadece beş kadar gen bölgesinden kaynaklandığı, bunlardan dördünün herhangi bir kısırlık için her zaman gerektiği anlaşılmıştır (Orr ve Irving 2001). Bu nedenle, melez kısırlığının erken bir zamanda oluşması için, az sayıda gen yeterli gibidir.

Melez kısırlığına ya da yaşamazlığına katkı yapan genler bu etkilerini, melez olmayan bireylerde göstermemektedirler; bu etkilerin bu nedenle iki farklı türdeki genlerin etkileşmelerinden kaynaklanması gerekmektedir. Bir başka deyişle, *epistaz gösteren etkileşimler* zigot sonrası yalıtıma katkı yapmaktadırlar (Şekil 15.14B). Wu ve Hollocher'ın çalışmasında, söz edildiği gibi, bir türdeki bir ya da daha fazla işaretli kromozom kombinasyonunu bir diğerine çaprazlamak verimliliği azaltmaktadır (Şekil 15.14). KARMAŞIK EPİSTAZ varlığını gösteren bu kanıt, S. C. harland (1936) ve Ernst Mayr (1963) gibi erken dönem araştırıcılarının türlerin birbirinden farklı, birlikte uyumlu gen havuzları ya da tür içinde uyumlu biçimde etkileşen gen sistemleri olduğu, bunlar karıştığı zaman uyumsuz etkileşimlerin ortaya çıkacağı yönündeki kanılarına destek sağlamaktadır.

Bu tür deneyler *X* kromozomlarının her hangi bir otozomdan daha fazla etkisi olduğunu genellikle göstermektedir. Aynı türlü otozomlarla bir arada olduğunda





Şekil 15.14 Türler arası melezlerde kısırlığa ya da yaşamazlığa neden olan iki gen etkileşimi biçimi. İki türün erkeklerindeki *X* kromozomu ve bir otozom, melez genotiplerin üstünde gösteriliyor. (A) *A* ve *C* lokusları arasındaki etkileşim kısırlığa yol açar. (B) Wu vd.'nin tanımladığı türden karmaşık epistaz. *X* kromozomunda bulunan iki lokustaki (*A* ve *B*) alellerden herhangi biri, diğer türün otozomları ile bireysel olarak bir araya geldiğinde kısılık yaratmaz. Bununla birlikte, bir türün alel çiftleri (*A*, *B*) ile bir diğer türün otozomal aleli (*C'*) arasındaki üçlü bir etkileşim kısırlığa neden olur. Burada gösterilen üç melez genotip deneysel çaprazlarla üretilmiştir (çaprazlar burada gösterilmiyor).

X kromozomu kısırlık yaratmadığından, melezlerdeki kısırlık etkisinin bir türün X kromozomu ile bir başka türün otozom genleri arasındaki epistazlı etkileşimden kaynaklanması gerekir (Şekil 15.14A). Bu sonuç kısırlığın *Drosophila* erkeklerinde dişilere oranla daha hızlı evrimleşmesi-Haldane kuralının bir örneğidir-üzerine ışık tutmaktadır. X-bağlantılı genlerin otozom genlerinden daha hızlı ayrılmasının, doğal seçilimin, getiri sağlayan X-bağlantılı çekinik alelleri en çok etkilemesinden kaynaklandığı ileri sürülmüştür (erkekler yalnızca bir tane X taşıdıklarından). Ek olarak, erkek kısırlığını etkileyen otozom genleri, büyük olasılıkla eşeysel seçilimden ötürü, dişi kısırlığını etkileyenlerden, daha hızlı biçimde ayrılmışlardır.

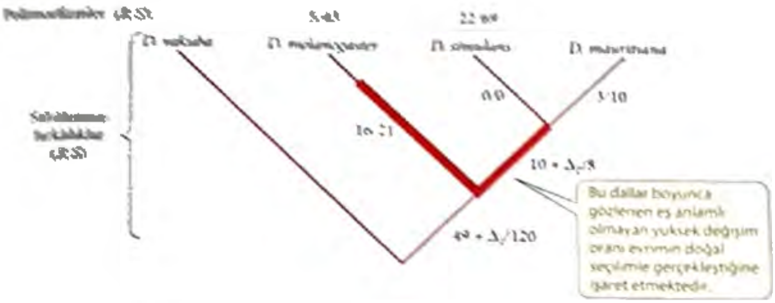
Zigot sonrası kısırlıktaki gibi, çiftleşme öncesi yalıtım, bazı durumlarda yalnızca birkaç gen gerektirmekle birlikte, sıklıkla çok genli özelliklerden kaynaklanır (Ritchie ve Phillips 1998). *Drosophila simulans ve D. mauritiana*'nın erkek üreme organlarındaki farklılıklar, türler arası çiftleşmelerin tamamlanmadan sona ermesini sağlayabilirler (bkz. Şekil 15.8) ve en azından 19 lokus tarafından etkilenmektedirler (Zeng vd. 2000). Buna karşılık, feromonlardan kaynaklanan eşeysel yalıtım etkileri büyük olan birkaç genden kaynaklanıyor olabilir. Örneğin, Avrupa mısır delici kurdu (*Ostrinia nubilalis*), dişilerin saldığı eşey feromonunun iki bileşeninin (E- ve Z-11 tetradesenil asetat) oranı açısından farklı iki "feromon ırkı"na (ya da kardeş türlere) sahiptir. E:Z oranındaki farklılıkların çoğunu tek bir otozom genindeki farklılık açıklamaktadır. Hem arazide hem de rüzgar tünellerinde, her ırkın erkekleri hemen hemen sadece kendi ırklarına ait dişilerinin ürettiği E:Z oranı tarafından çekilirler. Dişi feromon oranını üreten gene bağlantılı olmayan tek bir otozom geni erkek antenlerinin iki feromon bileşiğine verdiği fizyolojik yanıtlardaki farklılığı denetlemektedir, ancak erkeklerin farklı E:Z oranlarına verdiği davranışsal yanıt eşeye bağlıdır (Roelofs vd. 1987). Bu ve benzeri çalışmalar, eşeysel yalıtıma neden olan iletişim kurmanın dişi ve erkek bileşenlerinin, genetik açıdan genellikle birbirinden bağımsız olduğunu göstermektedir.

Arıyla tozlaşan maymun çiçeği *Mimulus lewisii* ve sinekkuşuyla tozlaşan akrabası *M. cardinalis* (bkz. Şekil 15.7) arasındaki çaprazlarda elde edilen F_2 yavrudölüyle gerçekleştirilen kapsamlı bir QTL çalışmasında, Bradshaw vd. (1998), türlerin çiçeklerini birbirinden farklı kılan 12 özelliğin her birinin bir ila altı lokus açısından farklı olduğunu bulmuşlardır. Bu özelliklerin çoğunda, türler arasındaki farkın en az yüzde 25'i tek bir lokus tarafından açıklanmaktadır. Schemske ve Bradshaw daha sonra F_2 melezlerinin tamamını iki türün aynı yurtlu olduğu bir alana yerleştirip, tozlaşmayı gözlemişlerdir. 12 çiçek özelliğinden en az 4'ünün sinekkuşlarına oranla arılar tarafından ziyaret edilme sıklığını etkilediği görülmüştür. Bu özelliklerin altını çizen iki QTL'in tozlaştırıcı yalıtımı üzerine önemli bir etkisinin olduğu gösterilebilmiştir. Böylelikle, etkisi büyük ya da küçük olan alel yerdeğişimleri, bu türler arasındaki üreme yalıtımına katkı yapıyor gözükmektedir.

Üreme yalıtımına yol açan genlerin işlevleri

Üreme yalıtımına yol açan genlerin doğası ve işlevi nedir? Zigot öncesi engellerin çoğu açısından bu soruyu yanıtlamak, kur için kullanılan özellikler, ya da eş seçimi ya da habitat tercihiyle ilişkili davranışlar gibi sıradan fenotipik özelliklerin gelişimini belirleyen genetik mekanizmaları anlamayı gerektirir. Verimlilik ya da yaşarlık yıkımının altını çizen genler çok daha gizemlidir ve sadece şu son birkaç yıl içinde bu genlerin gerçekte ne yaptığını anlama doğrultusunda ilerleme sağlanabilmiştir.

En iyi anlaşılan durumlardan birinde, Daven Presgraves vd. (2003), *Drosophila melanogaster*'in genetik fonuna çaprazlandığında melez yaşamazlığına yol açan bir *D. simulans* geninin, bir nükleoporin proteini (Nup96) kodladığını göstermişlerdir. Bu protein, hücre çekirdeği ve sitoplazma arasında proteinlerin ve RNA'nın geçişini düzenleyen çekirdek deliği komplekslerini oluşturan 30 kadar benzer proteinden biridir. Anılan gen, henüz tanınamayan en az bir *D. melanogaster* geni ile etkileşmektedir. Presgraves, her iki türün soy hatlarında, amino asit değişimine neden olan nükleotit yerdeğiştirimlerinin (eş anlamlı olmayan) sinonim (eş anlamlı) yerdeğiştirimlere oranla daha hızlı oluştuğunu bulmuştu ki bu da genetik



Şekil 15.15 *Drosophila simulans* ve *D. melanogaster* arası melezlerde yaşamsızlığa katkı yapan *Nup96* geninin evrimsel tarihi. Filogeninin her dalındaki sayılar, eş anlamlı olmayan/eş anlamlı baz çifti sayılarını göstermektedir. Δ_1 ve Δ_2 bir kaç bazlık insersiyon ve delesyonları göstermektedir (Presgraves vd. 2003'ten).

sürüklenmenin değil, doğal seçilimin soy hatlarının ayrılmasına yol açtığının açık bir işaretidir (Şekil 15.15). Seçilimin bu proteindeki değişimleri neden gözettiği ise henüz bilinmemektedir.

Kromozom farklılıkları ve zigot sonrası yalıtım

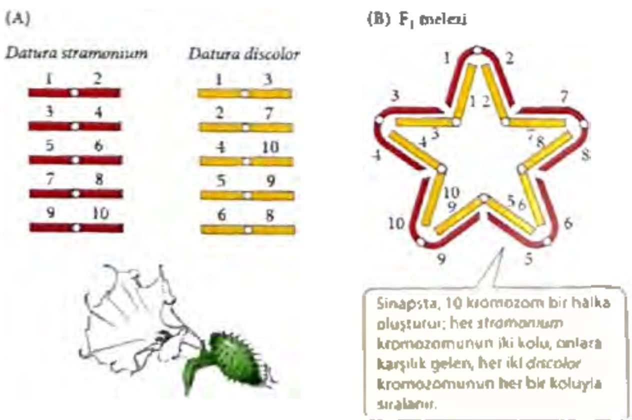
Türler arası kromozom farklılıkları kromozom yapısı değişimlerini (bkz. Bölüm 8) ve kromozom takımı sayısındaki farklılıkları içerir (ayrı çok takımlılık, Bölüm 16). Yapısal değişimlerin zigot sonrası yalıtım ve türleşmedeki rolü tartışmalıdır (King 1993; Rieseberg 2001; Coyne ve Orr 2004). Önemli bir soru, kromozom düzenlenmeleri için olan heterozigotluğun, mayozda kromozom takım bozukluğu olan (anöploid) eşey hücrelerinde kromozomların ayrılmasından dolayı, melezlerde verimliliği azaltıp (zigot sonrası yalıtım) azaltmadığıdır.

İki homolog kromozom arasındaki parça değiş tokuşuna KARŞILIKLI TRANSLOKASYON denir. Örneğin, 1.2 ve 3.4'ün bir toplumdaki iki metasentrik kromozomu temsil ettiğini, 1 ve 2'nin kromozomlardan birinin kollarını, 3 ve 4'ün ise diğer kromozomun kollarını gösterdiğini varsayın. İkinci bir toplum, bir translokasyon açısından kalıtsal olarak sabitlenmiş 1.4 ve 3.2 kromozomlarına sahip olabilir. F_1 melezi dört kromozom çeşidinin tamamına sahip olacaktır (1.2, 3.4, 1.4, 3.2). Yalnızca iki atasal kombinasyonun ayrıldığı durumda (1.2 ve 3.4 bir kutuba, 1.4 ve 3.2 diğerine) dengelenmiş (öploid) eşey hücreleri oluşacaktır (bkz. Şekil 8.22). Diğer ayrılma biçimleri (örn., 1.2 ve 3.2 bir kutuba, 3.4 ve 1.4 diğerine) önemli oranda genetik maddeden yoksun olan dengesiz (anöploid) gametler üreteceklerdir.

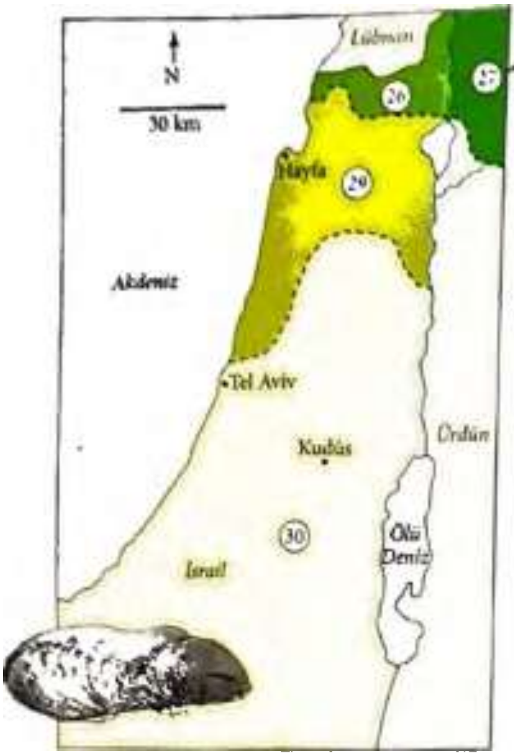
Bazı türler çok sayıda translokasyon açısından birbirinden farklıdırlar. Örneğin (Dobzhansky 1951), akboruçiçeği bitkileri *Datura stramonium* ve *D. discolor*'ın her ikisi de 12 çift kromozoma sahiptir. F_1 melezinde, mayoz sırasında 7 çift normal sinapslı çift kromozom oluşturur. Diğer 5 çift ise çoklu translokasyon gösterirler. *D. stramonium*'daki bu kromozomları 1.2, 3.4, 5.6, 7.8 ve 9.10 ile gösterirsek, *D. discolor*'dakileri da 1.3, 2.7, 4.10, 5.9 ve 6.8 olurlar. Sinaps sırasında, her *stramonium* kromozomunun iki kolunun, her iki *discolor* kromozomunun bir koluyla sıralanmasıyla on kromozomlu bir halka oluşur (Şekil 15.16). Anöploid ayrılma çok değişik şekillerde oluşabilecektir.

Belki de bu nedenden ötürü, böyle kromozom düzenlenmeleri polimorfizm olarak toplumlar içinde nadiren bulunur. Farklı toplumlarda, sıklıkla-bu toplumların karşılaştığı dar melez bölgeleri dışında-hemen hemen ya da tamamen monomorfiktirler. Örneğin, İsrail'deki kör farelerin (*Spalax ehrenbergi*) komşu yurtlu ırkları, kromozom kaynaşmalarından dolayı, kromozom sayısı bakımından birbirilerinden farklıdırlar. Bu ırklar arasında gerçekleşen melezlere, genişliği 2.8 km ile sadece 0.3 km arasında değişen bölgelerde rastlanılır (Şekil 15.17).

Bu örüntü, kromozom heterozigotlarının uyum başarısı-belki de kromozom takım bozukluğunun (anöploidi) yol açtığı düşük verimlilikten dolayı-



Şekil 15.16 (A) Beş karşılıklı parça değişimi (translokasyon) açısından farklı olan akboruçiçekleri *Datura stramonium* ve *D. discolor*'daki beş kromozom. Benzeşik kromozomlar karşılıklı olarak numaralandırılmıştır. Her kromozom çiftinin yalnızca bir üyesi gösterilmektedir. (B) Bu kromozomların F_1 melezindeki bir sinapsta olası düzenlenmesini gösteren bir diyagram.



Şekil 15.17 Farklı kromozom sayılarına sahip dört kör fare (*Spalax ehrenbergi*) "ırk"ının dağılımı. Irk çiftleri oldukça dar melez bölgelerinde birbirileriyle karşılaşırlar. Bu bölgeler kesik çizgilerle gösterilmektedir (Nevo 1991'den).

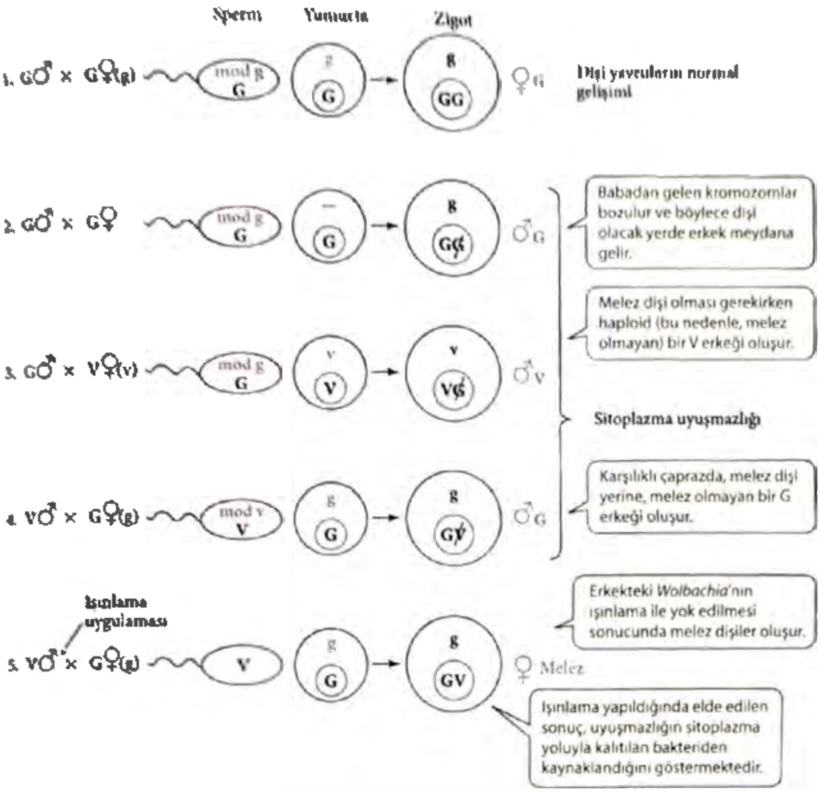
homozigotlardan düşük olduğunda (ALT BASKINLIK) beklenen bir durumdur. Eğer durum böyle ise, bir toplumdan diğerine gen akışıyla giren bir kromozomun sıklığı nadiren artacaktır; başlangıç sıklığı düşük olacak, çoğunlukla heterozigot durumda bulunacak ve büyük olasılıkla seçilimle elenecektir (bkz. Bölüm 11). Bununla birlikte, kromozomlar arasındaki yapısal farklılıkların, ya da atasal toplumların genleri arasındaki farklılıkların melezlerin düşük uyum başarısına neden olup olmadığını söylemek oldukça güçtür. Kesindir ki, kromozom düzenlenmeleri toplumlar arasındaki gen alışverişini azaltmaktadır. Örneğin, ayçiçekleri *Helianthus annuus* ve *H. petiolaris*, bazı kromozomları etkileyen ancak diğer bazılarını ise etkilemeyen ters dönmeler (inversiyon) açısından farklıdır (Rieseberg vd. 1999). Yeniden düzenlenmiş kromozomlar bu türlerin melez bir bölgesinde, düzenlenmeleri içermeyen kromozomlara oranla daha ani bir geçiş gösterirler. Ancak aşağıdaki melez bölgeler tartışmamızda göreceğimiz gibi, bu örüntü takım bozukluğu gösteren eşey hücrelerinden değil, genetik uyuşmazlıktan kaynaklanıyor olabilir. Coyne ve Orr'a (2004) göre, kromozom heterozigotlarının mayozdaki düzensizliklerden dolayı düşük verimliliğe yol açtıkları yönündeki kanıtlar bazı bitki ve hayvanlar için inandırıcı nitelikteyken, diğer bazı canlılar için öyle değildir; en azından şimdiye kadar saptanan durum buna işaret etmektedir.

Sitoplazma uyuşmazlığı

Böceklerde türleşmenin olası bir nedeni ya da katkı sağlayanı, yumurta sitoplazmasında kalıtılan ancak spermle iletilmeyen, *Wolbachia* cinsinden endosimbiyont bakterilerin yol açtığı **sitoplazma uyuşmazlığıdır** (Werren 1998). *Wolbachia* taşıyan yumurtalar bulaşı kapmış ya da kapmamış erkekler tarafından döllendiklerinde normal olarak gelişirler. Bununla birlikte, Wolbachia kapmış bir erkeğin bulaşı kapmamış bir dişiyle çaprazından gelen yavrularda kromozomlar gelişimin çok başlarında yok edilir ya da yitirilirler. Erkekteki *Wolbachia*, öyle görünüyor ki, spermi değişime uğratmakta ve bu değişim yumurta sitoplazmasındaki *Wolbachia* tarafından "sağaltılmadığı" sürece, zigot içinde babadan gelen kromozomların yitirilmesine yol açmaktadır. Babadan gelen kromozomların yitirilmesi *Drosophila* gibi diploid türlerde zigot ölümüne yol açar. Yaban arıları ve diğer zarkanatlılar gibi haplodiploid böceklerde, döllenmiş (diploid) yumurtalar normal olarak dişilere gelişir ve döllenmemiş yumurtalarda haploid erkeklere gelişir. Bu nedenle, babadan gelen kromozomların yok edildiği zigotlar yaşayıp anadan gelen kromozomları taşıyan, melez olmayan erkeklere gelişirler (Şekil 15.18, çapraz 2).

Wolbachia bulaşı kapmamış bir topluma yayılarak onu tamamen bulaşılı hale getirir.Bununla birlikte, farklı *Wolbachia* suşlarının kendilerine özgü uyuşmazlık tepkileri vardır: bir yumurta bulaşı kapmış erkeğin taşıdığının aynısı olan *Wolbachia* soyunu taşımak zorundadır, aksi takdirde kromozom yitimi meydana gelecektir. Bu nedenle iki toplum eğer farklı *Wolbachia* soyları taşıyorsa, her toplumdaki erkeğin spermi diğer toplumun yumurtası ile uyuşmazlık sergileyecektir. Diploid türlerde, karışık çiftleşmeler sonucu oluşan yavrular ("melezler") bu nedenle ölürler. Haplodiploid türlerde, karışık çiftleşmelerle oluşan yavrular babadan gelen kromozomlarını yitirir ve bu nedenle analarının kromozomlarını taşıyan erkekler olarak (melezler olarak değil) gelişirler.

Asalak yaban arıları olan *Nasonia vitripennis* ile *N. giraulti* arasındaki çaprazlarda tam olarak da bu örüntü bulunmuştur. Bir türün erkeği ile diğer bir türün dişisi arasındaki çiftleşme sonucunda oluşan yavruların tamamı, haploid yumur-



Şekil 15.18 Yaban arıları *Nasonia vitripennis* (V) ve *N. giraulti* (G)'de sitoplazma uyuşmazlığı. Her çaprazın sperm, yumurta ve zigotu içindeki büyük harfler kromozomun geldiği kaynakları, küçük harfler ise *vitripennis*'e özgü (v) ya da *giraulti*'ye özgü (g) *Wolbachia* soylarını göstermektedir. *Wolbachia*'nın değişime uğrattığı spermler "mod v" ya da "mod g" şeklinde gösterilmektedir. (1) *N. giraulti*'de her ikisi de *Wolbachia* suşu *g* taşıyan sperm ve yumurtanın normal eşleşmesinden oluşan diploid (dişi) yavru. (2) *N. giraulti*'de, bulaşık erkek ile bulaşık olmayan dişi arasındaki sitoplazma uyuşmazlığı, babadan gelen kromozomların yitirilmesiyle, haploid (erkek) yavrudöl oluşturur. (3) Babadan gelen kromozomların yitirilmesi yüzünden, melez olmayan *N. giraulti* erkeklerinin oluşmasına neden olan, iki tür arası sitoplazma uyuşmazlığını gösteren çapraz. (4) Türler arasındaki karşılıklı çapraz, benzer şekilde, melez olmayan erkek yavrudöl oluşturur. (5) Işınlanmış, *Wolbachia* taşımayan erkeklerle yapılan aynı çapraz, F_1'de diploid dişi melez yavrudölü oluşturur.

tanın çekirdek genomunu taşıyan erkeklerden oluşmuştur (Şekil 15.18, çapraz 3 ve 4). Bununla birlikte, *Wolbachia*nın spermlerde değişiklik yapmasını engellemek amacıyla erkeklere radyasyon verildiğinde, karışık çiftleşmelerin yavruları arasında her iki türden kromozom taşıyan diploid dişilerin de olduğu görülmüştür (Şekil 15.18, çapraz 5) ki bu da, uyuşmazlıklardan *Wolbachia*nın sorumlu olduğunu göstermektedir. Bu türler arasında, eşeysel yalıtımı da içeren diğer başka üreme engelleri bulunmaktadır. Bu nedenle *Wolbachia* nedenli uyuşmazlık bu örnekte, türleşmenin nedeni olmayabilir. Bununla birlikte, iki yönlü uyuşmazlığın türleşmeyi başlatabileceği koşullar öngörülebilir niteliktedir (Werren 1998).

Üreme yalıtımını konu alan genetik çalışmaların önemi

Hem zigot öncesi hem de zigot sonrası yalıtım, genellikle toplumlar arasındaki birkaç gen lokusunda bulunan farklılıklardan kaynaklanır. Eşeysel iletişimi, örneğin bir erkeğin kur işaretini ya da dişi yanıtını, etkileyen genler arasındaki uyuşmazlık üreme yalıtımına yol açar. Benzer şekilde, genler arasındaki işlevsel uyuşmazlık melez kısırlığına ya da yaşamazlığına neden olur. Her iki durumda da, üreme yalıtımının gerçekleşmesi için, toplumların en az iki alel yerdeğiştirimi bakımından ayrılmaları gerekir. Böylece bir $A_1A_1B_1B_1$ atasal toplumu, genotipleri $A_1A_1B_2B_2$ ve $A_2A_2B_1B_1$ olan toplumların oluşmasına yol açabilir; üreme yalıtımının nedeni de A_2 ve B_2 arasındaki uyuşmazlıktır. Lokuslar arasındaki bu türden bir epistazlı uyuşmazlık, 1934'te Theodosius Dobzhansky, 1940'da da Hermann Muller böyle etkileşimlerin zigot sonrası yalıtımın temelinde yer aldığını önerdiği için, **Dobzhansky-Muller uyuşmazlığı** adını alır.

Gördüğümüz gibi, zigot sonrası yalıtım oluşmasına yeten gen sayısı oldukça düşük olabilmektedir, ancak böyle farklılıklar zaman geçtikçe daha çok birikirler. Böylelikle üreme yalıtımı sonunda tersinmez hale gelir ve sonrasında da evrimsel soy hatları bağımsız genetik değişimler geçirirler.

Dikkati çekmemiz gereken son nokta, genetik çalışmaların, üreme yalıtımı oluşturan özellikleri de içeren türler arası farklılıkların, tür içi çeşitlilik ile aynı genetik temellere sahip olduklarını göstermesidir. Bu nedenle, genetikçi Richard Goldsmith

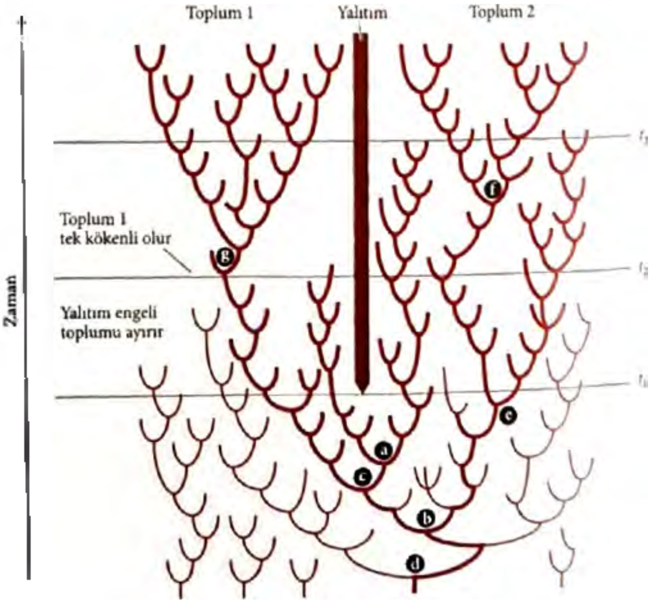
(1940) gibi erken dönem biyologlar tarafından savulan, tür ve daha üst taksonların nitel açıdan yeni olan genetik ve gelişimsel yeniden biçimlenmeler ile ortaya çıktığını söyleyen öneri temelsizdir. Dahası, üreme yalıtımı, diğer herhangi bir özelliğin farklılaşmasında olduğu gibi, genellikle, alellerin toplumlarda kademeli yerdeğiştirimleriyle evrimleşmektedir.

Türler Arasında Moleküler Ayrılma

Türler arasındaki pek çok allozim ve DNA farklılıkları büyük olasılıkla seçilim açısından yansızdırlar ya da hemen hemen öyledirler. Gördüğümüz gibi (örn., Şekil 15.11'de), böyle farklılıklar zamanla artış gösterirler. Bununla birlikte, toplumların farklı türlere dönüşmüş olmalarını ilan edeceğimiz herhangi bir özel allozim ya da DNA farklılaşması düzeyi bulunmamaktadır. Bir ya da birkaç özellikteki genetik değişimden köken alması olası üreme yalıtımı belki de çok yakın bir tarihte evrimleştiğinden, bazı üreme açısından yalıtılmış toplumlar moleküler belirteçlerinde de hemen hiç ayrılma göstermezler. Bu durum bazı siklit grupları ve diğer balıklar açısından özellikle doğrudur (McCune ve Lovejoy 1998).

Ortak ataları çok yakın iki tür olan yakın **kardeş türler** içindeki ve aralarındaki moleküler çeşitlilik, özellikle gen kopyaları arasındaki DNA dizisi ya da kesim noktası farklılıklarına ilişkin veriler olarak DNA dizilerinin filogenisini ("gen ağacı") hesaplamakta kullanıldığında, onların ayrılma tarihlerine ışık tutabilmektedir. Birbirinden yalıtılmış olan iki toplum (ya da tür) öncelikle, polimorfik ortak atalarından aldıkları aynı gen soy hatlarının pek çoğunu paylaşırlar (Şekil 15.19). Her toplum gen soy hatları bakımından öncelikle polifiletiktir (yani, genleri birkaç atasal genden köken almaktadır). Bu nedenle, bazı gen lokusları açısından, her toplumdaki bireylerin birbirine olan soy ağacı yakınlığı, onların bir başka toplumdaki bireylere olan yakınlığından daha azdır (Şekil 15.19, t_1 zamanı).

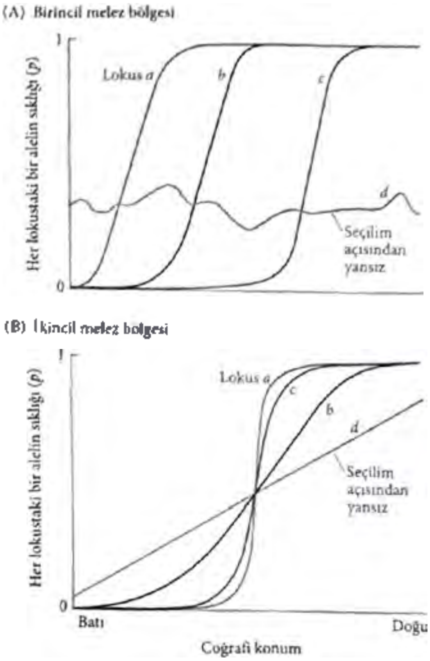
Bölüm 10'da tanımlanan GEÇMİŞTE BİRLEŞİM (KOALESENT) KURAMI'na göre, her türdeki genetik sürüklenme, biri dışında tüm atasal DNA soy hatlarının yitimiyle sonuçlanır; bir başka deyişle, ortak bir atasal gen kopyasına doğru gidiş her türde gerçekleşir. (Bu süreç elverişli bir mutasyon için olan yönlü seçilim nedeniyle de meydana gelebilir). Gen soy hatları gerçek toplum büyüklüğü ile ters orantılı bir hızla genetik sürüklenme tarafından yitirilir. Bir zaman sonra, toplumlardan biri (Şekil 15.19'da toplum 1) tek bir gen soy hattı için monofiletik olurken, diğer toplum, eğer büyükse, bu ve diğer soy hatlarını tutacaktır (Şekil 15.19'da toplum 2, t_2



Şekil 15.19 Türleşme sırasında genetik çok kökenlilikten (polifili) az kökenliliğe [parafili] ve sonra da tek kökenliliğe [monofili] geçiş. Renkli dallar, t_1 zamanında iki topluma ayrılan bir toplumda, tek bir lokustaki haplotiplerin soy hatlarını göstermektedir. Genetik sürüklenme ya da doğal seçilimden ötürü, biri dışında, tüm atasal soy hatları yitirilir ve böylece çağdaş toplumlardaki (üstteki toplumlar) tüm gen kopyaları atasal gen kopyası olan b'ye çakışır. Toplum 1, belkide daha küçük olduğundan, gen soy hatlarını toplum 2'den daha hızlı biçimde yitirir. Her iki toplum, t_1 ve t_2 zamanları arasında, haplotip soy hatları açısından çok kökenlidir; bunun nedeni, a gen kopyasından türeyenler gibi her toplumdaki bazı gen kopyalarının diğer toplumdaki bazı gen kopyalarına yakınlığının, kendi toplumlarındaki diğer bazı kopyalara (b'den türeyenler gibi) olan yakınlığından daha fazla olmasıdır. Toplum 1, büyük olasılıkla daha küçük olduğundan, toplum 2'den daha kısa sürede-t_2 zamanında-tek kökenli olur (g gen kopyasına çakışarak). Toplum 2, t_2 ve t_3 zamanları arasında, genetik açıdan az kökenli olur; bunun nedeni, toplum 2'nin atasal c'den türeyen gen kopyalarının toplum 1 deki gen kopyalarına yakınlığının, toplum 2'deki, atasal e'den türeyen kopyalara olan yakınlığından daha fazla olmasıdır. Toplum 2, tüm gen kopyalarının f'ten gelmesiyle, t_3 zamanında da tek kökenli olur (Avise ve Ball 1990'dan).

zamanı). Bu anda, genetik açıdan daha fazla ayrılmış toplumlar bu gen açısından komşu yurtlu olacaklar, ve toplum 2 'den örneklenmiş gen kopyaları toplum 1'in gen kopyalarına, toplum 2'nin diğer kopyalarına olduklarından daha yakın olacaktır. Böylece, her iki topluma ait genler arasındaki filogenetik ilişkiler bireysel canlılar ya da toplumlar arasındaki ilişkilere uymayacaktır. Bununla birlikte, her iki toplum da gen soy hatları açısından sonunda monofiletik olurlar (Şekil 15.19, t_3 zamanı) ve genler arasındaki ilişkiler toplumlar arasındaki ilişkileri yansıtır. Gen soy hatlarının türlere ayrılması süreci, yani **soy hattı ayrılması**, gerçek toplum büyüklüğü (N_e) küçük olduğunda daha hızlıdır (Neigel ve Avise 1986; Pamilo ve Nei 1988).

Yakın akraba türler atasal polimorfizmleri sıklıkla paylaşırlar; başka bir deyişle, soy hattı ayrılması tamamlanmamış durumdadır. Örneğin, doğu Afrika'da Malawi Gölü'ndeki 30 siklit türünün mitokondri DNA haplotipleri başlıca iki soy hattına ayrılır. 11 cins içinde sınıflandırılan bu türler, morfoloji ve ekoloji bakımlarından çeşitlilik sergilerler; bunlar arasında algler, yumuşakçalar ve diğer balıkların pul ve yüzgeçleriyle beslenenler bulunur. Buna karşın, türlerin çoğu her iki ana mitokondri hattından da haplotip içermektediler (bkz. Şekil 2.19). Türler arasındaki genel DNA dizi ayrılması oldukça düşüktür ve durum onların son derece yakın bir tarihte ortaya çıkmış olduklarına işaret etmektedir (Moran ve Kornfield 1993). Bununla birlikte, doğal seçilim her iki türde de çeşitliliği koruduğunda, paylaşılan polimorfizmler uzun süre devam ettirirler. Örneğin, insan ve şempanzenin her biri diğerinin en yakın akrabasıdır; ana doku uyuşmazlığı kompleksindeki (MHC), en yakın ortak atalarından yaklaşık 5 milyon yıl önce ayrılmalarından bu yana sahip oldukları, iki lokusa ait birkaç gen hattını paylaşırlar. Bu polimorfizmin MHC proteinlerinin patojenlere karşı savunmada oynadıkları rolden dolayı korunduğu düşünülmektedir.



Şekil 15.20 Bir melez bölge boyunca, çeşitli süreçlerden kaynaklanan alellerin ya da özelliklerin sıklıklarındaki (p) beklenen çeşitlilik örüntüleri. (A) Bir dereceli çevresel değişim (birincil bölge) boyunca işleyen ayrıca seçilimin etkisiyle. (B) ikinci temas nedeniyle. "Dikleşen dereceli değişimler" dört lokus açısından gösterilmektedir: (A) Lokuslar dereceli çevresel değişim tarafından farklı biçimlerde etkilendiklerinde, dereceli değişimlerin farklı coğrafi konumları olur. *d* lokusundaki alel çeşitliliğinin (turuncu çizgi) yansız olduğu kabul edilmektedir. (B) ikincil bir melez bölgesinde, *d* lokusundaki hemen hemen yansız olan alellerinki dahil, tüm lokuslar için olan dereceli değişimlerin aynı bölgede yer alması beklenir. Dereceli değişimin genişliği, lokus ya da bağlı lokuslardaki seçilimin gen akımı karşındaki gücüne bağlıdır. Yeteri uzunlukta bir zaman geçtikten sonra, *d* lokusundaki dereceli değişim gen akışı nedeniyle (A)'dakine benzer. Bazı durumlarda, melez bölgelerin iki nedeni, birbirinden farksız örüntülerin oluşmasıyla sonuçlanır.

Melezleşme

Genetik açıdan ayrılmış toplumlar arasında çiftleşmelerle yavru oluştuğunda melezleşme gerçekleşir (Harrison 1990). Doğadaki melezleşme evrimsel biyologların ilgisini çeker çünkü melezleşen toplumlar bazen türleşme sürecindeki ara evreleri gösterirler. Bazı durumlarda, melezleşme yeni uyarlanmalara hatta türlerin oluşumuna yol açabilir (Arnold 1997).

Birincil ve ikincil melez bölgeleri

Bir **melez bölgesi**, genetik açıdan ayrılmış toplumlara ait karşı cinsten bireylerin karşılaşıp eşleştiği ve sonuçta en azından bir miktar karışık atalı yavruların oluştuğu bir yer olarak tanımlanır (Harrison 1990, 1993). Bir melez bölge boyunca değişim gösteren bir özellik ya da lokus oldukça dik olabilen DERECELİ BİR DEĞİŞİM (KLİN) sergiler; örneğin, melezleşen başlıklı ve leş kargalarında gri renkli başlık oluşumunu sağlayan aleller bu formların melezleştiği bölge boyunca dik bir sıklık değişimi sergileyeceklerdir (bkz. Şekil 15.1D).

Melez bölgelerin oluşumuna iki sürecin yol açtığı düşünülmektedir. BİRİNCİL MELEZ BÖLGELERİ doğal seçilimin az çok sürekli dağılan bir dizi toplumda alel sıklıklarını değiştirmesiyle ortaya çıkarlar. Bu nedenle, bölgenin konumlanması bir ya da daha çok çevresel etkendeki keskin bir değişime karşılık gelecek şekilde olur. İKİNCİL MELEZ BÖLGELERİ, genetik olarak farklılaşmış ayrı yurtlu toplumların genişleyip karşılaştığı ve böylece çiftleşmeler yaptığında (**ikincil temas**) meydana gelir. Bir melez bölgenin birincil ya da ikincil olup olmadığını belirlemek her zaman kolay değildir (Endler 1977). Bununla birlikte, birincil bir melez bölgesinde, farklı lokuslar ya da özellikler üzerine etki eden doğal seçilimin farklı coğrafi konumları olan dereceli değişimlerle sonuçlanmasını, seçilim açısından yansız olan çeşitlili-

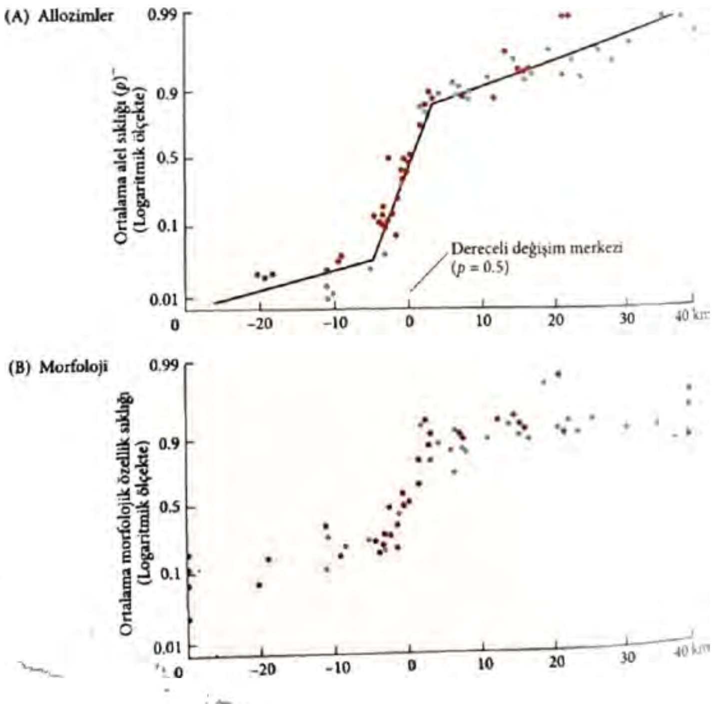
gin ise dereceli bir değişim örüntüsü sergilememesini bekleyebiliriz (Şekil 15.20A). Buna karşılık, ikincil melez bölgelerinde karşılaşan toplumların melezleri, heterozigot başarısızlığı ya da birlikte uyumlu genlerin birlikteliğinin bozulmasından kaynaklanan, düşük bir içsel uyum başarısına sıklıkla sahip olurlar (böyle melez bölgelerine sıklıkla **gerilim bölgeleri** adı verilir). Toplumları farklılaştıran özellikler açısından olan dereceli değişimlerin, bu nedenle, çevredeki değişime uymaları gerekmez. Böyle dereceli değişimlerin ÜST ÜSTE GELMELERİ (yani, aynı bölgede yer almaları) beklenir (Şekil 15.21B). Gen akımı nedeniyle zamanla genişlemelerine karşın yansız belirteçler açısından dereceli değişimler diğerleriyle üst üste gelebilir.

Doğu Avrupa'da yaşayan ateş karınlı kara kurbağası (*Bombina bombina*) ve batı Avrupa sarı karınlı yer kurbağası (*B. variegata*) yalnızca 6 kilometre kadar genişliği olan bir melez bölgesinde karşılaşır (bkz. bölüm açılış fotoğrafı). Bu iki tür (ya da yarı tür) allozimler ve bazı morfolojik özellikler açısından farklıdırlar (Şekil 15.21) ve epiztazlı uyuşmazlıktan ötürü, melezlerin yaşayabilme oranları melez olmayanlarınkinden düşüktür. Bu taksonların Pliosen sırasında ortaya çıktıkları ve Pleistosen buzul dönemleri sırasında yaşadıkları, güneydoğu ve güneybatı Avrupa'da yer alan farklı sığınaklardan yayılmalarının ardından, ikincil bir melez bölgesi oluşturdukları düşünülmektedir (Syzmura 1993).

Bir melez bölgesinin genetik dinamikleri

Yayılım, seçilim ve genetik bağlantının hepsi melez bölgelerdeki alellerin ve fenotipik özelliklerin dağılımını etkilemektedir. Melezlerin, epistazlı uyuşmazlık ya da belirli lokuslardaki heterozigot zararı nedeniyle düşük uyum başarısı gösterdikleri gerilim bölgelerinde (Barton ve Gale 1993), bu etkenlerin klinleri nasıl etkilediğini ele alalım. Melezlerin uyum başarısı çevre koşullarındaki çeşitlilikten bağımsız şekilde düşük olduğundan, bir gerilim bölgesinin coğrafi konumu ekolojik etkenler tarafından belirlenmeyecektir. Örneğin, bireyler melezleşmenin olduğu bölge boyunca yalnızca bir yön doğrultusunda yayıldıklarında, bölgenin konumu yer değiştirecektir.

1 ve 2 toplumlarının (yarı türler) temasa geçtiğini, A_1 ve A_2 alelleri açısından, kalıtsal sabitlenmenin, sırasıyla, gerçekleştiğini ve A_1A_2 uyum başarısının azaldığını varsayalım. Her bir yarı türe ait bireylerin diğerinin alanına yayılması, çiftleşme de



Şekil 15.21 Ateş karınlı ve sarı karınlı kara kurbağaları (*Bombina bombina* ve *B. variegata*; bkz. Bölüm açılış fotoğrafı) arasındaki melez bölgesi. Kırmızı ve mavi noktalar Polonya'daki 60 kilometrelik iki farklı kesiti göstermektedir. (A) Tanı sağlayan altı enzim lokusunun tümü üzerinden alınmış ortalama gen sıklıkları. (B) Yedi morfolojik özelliğin tümü üzerinden alınmış ortalama sıklıklar Enzim lokuslarındaki ve morfolojik özelliklerdeki dereceli değişimlerin çakışması bu melez bölgenin, önceden ayrı yurtlu olan iki toplumun arasındaki temas ile ortaya çıktığını düşündürmektedir.

rasgeleyse, gen akışının daha geniş ve daha sığ bir alel sıklığında dereceli bir değişimi oluşturmasını sağlayacaktır. Gen akışı, F_1 melezleri atasal (melez olmayan) genotiplerle geri çaprazlandığı sürece devam eder. Bununla birlikte, heterozigot zararı yüzünden, ne A_1 aleli toplum 2 'de ne de A_2 aleli toplum 1'de sıklığını artırabilir (bkz. Bölüm 12). "Gerilim bölgesi" terimi bu "durgunluk" tan köken alır: hiç bir toplumun aleli diğer toplumu işgal edemez. F_1 melezinin uyum başarısı ne kadar düşükse atasal topluma giren A_1 ya da A_2 aleli sayısı o denli az olacaktır. Böylelikle, melezlere karşı işleyen seçilim bir gen akışı engeli olarak iş görür ve A lokusundaki dereceli değişimin dikliği, yayılımın büyüklüğüne göre melezlere karşı olan seçilimin gücüne bağlıdır. Yayılım ya da toplumlar arası çiftleşerek üreme hızı değişmedikçe bu dereceli değişim sonsuza dek bozulmadan kalacaktır.

Şimdi de B_1 ve B_2 alelleri 1 ve 2 toplumlarında sabitlenen bir diğer lokusu ele alalım. Eğer B_1B_2 heterozigotlarına karşı bir seçilim varsa, bu lokustaki dereceli değişim A lokusundaki dereceli değişime koşut olarak oluşacaktır; gerçekte, her iki lokus da F_1 melezlerinin uyum başarısını azalttığından, bu dereceli değişimler birbirini güçlendirir. Buna karşın, B_1 ve B_2 alellerinin seçilim açısından yansız olduklarını varsayalım. Eğer A lokusuna çok yakın biçimde bağlı iseler, A alelleri ile taşınacaklar ve A lokusunudaki dereceli değişimle konum ve diklik bakımlarından örtüşen bir dereceli değişim oluşturacaklardır. Gerçekte, düşük uyum başarısına katkı yapan lokusun (A) varlığını ve yerini göstereceklerdir. Öte yandan, B lokusu melez uyum başarısını düşüren genlere sahip olmayan, ayrı bir kromozomdaysa, B_1 ve B_2 alelleri melez bölge boyunca dağılarak diğer yarı türlere yayılacak ve zamanla daha da sığlaşan bir klin oluşturacaktır (Şekil 15.21B). Dağılımın oluş nedeni, melezler her durumda çoğaldığında, $A_1A_2B_1B_2 \times A_1A_1B_1B_1$ geri çaprazından gelen yavruların bir bölümünün $A_1A_1B_1B_2$ olmasıdır. Böylece, yeniden birleşim sonucunda zararlı A_1A_2 heterozigot alel kombinasyonundan ayrılmış olan B_2 alelinin kimi kopyaları toplum 1'e girecektir. Toplum 2'ye yapılan geri çaprazlar B_1 alel kopyalarının, benzer şekilde, bu topluma yayılmasını sağlayacaktır. Böylece, bazı aleller ya da özellikler bir yarı türden diğerine yayılabilirken (**gen sızması** denilen bir süreç (**introgression**), diğerleri yayılamayacaktır.

Bir lokustaki melezlerin düşük uyum başarısına sahip olmaları bu nedenle toplumlar arasında yansız (ya da olumlu) alellerin akışını azaltacaktır, ancak bu azalma; yakın bağlantılı lokusların alelleri için, gevşek bağlantılı ya da bağlantısız olan lokusların alellerine göre daha büyük olacaktır. Seçilen bir lokusu da içeren bir kromozom düzenlenmesi çapraz kesişim (kros-over) yaparsa, düzenlenme içindeki tüm lokuslardaki yansız aleller-ve aynı zamanda düzenlenmenin kendisi de-seçilen lokusununkiyle aynı olan dik bir dereceli değişim sergiler. Bu durum, sayfa 370'de sözü edilen ayçiçeği melezleşme bölgesinde gözlenen, düzenlenme taşıyan kromozomların yapısal olarak benzer kromozomlardan daha dik dereceli değişimler oluşturduğu örüntüyü (Rieseberg 2001) açıklayabilir. Gerçekte, Loren Rieseberg vd. (1999) bu kromozom düzenlenmelerindeki genlerin melez kısırlığını azalttığını göstermişlerdir.

Seçilim altındaki lokuslarla sıkı bağlantı gösteren yansız aleller, melez bölgenin ortasında dikleşen ancak bölgeden uzaklaştıkça da sığlaşan bir dereceli değişime sahip olacaklardır. Üstelik, bazı yansız genetik belirteçler melez uyum başarısını düşüren bir lokusla sıkı bağlantılı olacağından (ki bazıları da bağlantısız olabilir) dereceli değişim sergileyen belirteçlerin sayısı, melezlerin düşük uyum başarısına (yani zigot sonrası üreme yalıtımına) katkı yapan lokus sayısının hesaplanmasını da sağlayabilecektir. Örneğin, *Bombina* melez bölgesindeki allozim dereceli değişimleri kullanılarak, ateş karınlı ve sarı karınlı kara kurbağaları arasındaki melezlerin düşük uyum başarısına 55 kadar lokusun katkı yaptığı hesaplanmıştır (Szymura 1993; Barton ve Gale 1993).

Melez bölgelerin sonu

Son buzullar da 8000 yıl önce çekilirken, pek çok canlı yeniden boş kalan coğrafyalara doğru hızla yayılmıştır. Bu nedenle, Avrupa başlıklı kargaları ve leş kargaları

arasındaki türden pek çok buzul sonrası melez bölge, kuşkusuz ki, birkaç bin yaşındadır (Mayr 1963). Bu tür açık kararlılık durumları melezleşmenin sonsuza dek sürüp sürmeyeceği sorusunu akla getirmektedir.

Melez bölgelerin birkaç sonu olabilir:

1. Yansız alellerdeki dereceli değişimler gen sızmasından dolayı dağılmalarına karşın, seçilimin bazı lokuslardaki dereceli değişimleri korumasıyla, bir melez bölge sonsuza dek sürebilir. Melez bölge eğer bir gerilim bölgesiyse, yer değiştirebilir. Düşük toplum yoğunluğunun olduğu bir bölgede takılı kalabilir ya da en sonunda, yarı türlerden birinin yayılma alanının en ucuna doğru hareket eder ve böylece yok olur gider. Bununla birlikte, bazı özellik farklılıkları farklı çevre koşulları tarafından kayrılıyorsa, bu özelliklerdeki klinlerin konumları kararlı hale geçecektir.
2. Doğal seçilim zigot öncesi yalıtımı artıran aleller lehinde işleyebilir ve bu da sonunda tam üreme yalıtımının oluşumuna yol açar.
3. Melezlerin uyum başarısını artıran alellerin sıklığı artabilir. Uç bir durum olarak, gen alışverişini önleyen zigot sonrası engel yıkılabilir ve yarı türler tek bir tür halinde birleşebilirler.
4. Bazı melezler atasal formlardan üreme bakımından yalıtılabilirler ve üçüncü bir tür haline gelebilirler.

Bu olasılıklar türleşme süreçlerini incelediğimiz bir sonraki bölümde tartışılacaktır.

Özet

1. Pek çok "tür" tanımı önerilmiştir. Biyolojik tür kavramı evrimsel biyologların en çok kullandığı kavramdır. Bu kavram türü, fenotipik farklılıklar üreme kesintisinin göstergeleri olabilmelerine karşın, fenotipik kesintiyle değil, üreme kesintisiyle tanımlar. Diğer tür kavramları arasında, en çok kabul göreni filogenetik tür kavramıdır. Bu kavrama göre türler, onları birbirinden ayıran özellik durumlarına sahip toplum kümeleridir.
2. Biyolojik tür kavramının (BTK) sınırlı bir geçerlik alanı vardır; bunun yanısıra, üreme kesintisi kademeli bir süreç olduğundan, bazı toplumlar kolayca tür ya da değil biçiminde sınıflandırılamazlar. BTK ayrı yurtlu toplumlara geçerlikle uygulanmasına karşın, böyle toplumların belirgin türler olup olmadığına karar vermek çoğu zaman güçtür.
3. Gen alışverişini engelleyen biyolojik farklılıklar çok çeşitlidir; temel ayırım, zigot öncesi (yani, ekolojik ya da eşeysel yalıtım) ve zigot sonrası (melez yaşamazlığı ve kısırlığı) şeklinde yapılır. Bazı türler aynı zamanda çiftleşme sonrası, zigot öncesi engeller ile birbirinden yalıtılmışlardır (yani, gamet yalıtımı ile).
4. Gen alışverişini önleyen zigot öncesi engeller arasında, eşeysel (etolojik) yalıtım hayvanlar açısından önemlidir. Bu yalıtım, kur yapan ile kur yapılan eşeyler arasındaki iletişimin kopmasıyla ilgilidir ve bu nedenle, hem ileti hem de yanıttaki genetik ayrılmayla da genellikle ilişkilidir. Erkek ve dişi bileşenlerindeki farklılıklar genetik açıdan genellikle birbirinden bağımsızdır.
5. Zigot sonrası yalıtım çekirdek genlerindeki farklılıklardan, kromozom yapı farklılıklarından, ya da endosimbiyotik bakteriler gibi sitoplazma etkenleri arasındaki uyuşmazlıktan kaynaklanabilir. Melez yaşamazlığı ya da kısırlığını yaratan gen farklılıkları, melezde uyumsuz biçimde etkileşen en az iki (genellikle daha çok) lokustaki farklılıklardan kaynaklanır. Kromozom farklılıklarının melez kısırlığında oynadıkları rol iyi anlaşılmış değildir.
6. Üreme engelleri kademeli olarak evrimleşir. Heterogametik eşeyde (sıklıkla erkektir) melez kısırlığı ya da yaşamazlığı, homogametik eşeyde (sıklıkla dişidir) görülmeden önce evrimleşir; bu durum Haldane kuralı olarak bilinir.
7. Yakın akraba türler arasındaki moleküler ayrılma düzeyleri büyük değişkenlik gösterir ve bazı yakın tarihte oluşmuş türleri moleküler belirteç kullanarak tanımak olanaklı değildir. Bazı türler atasal polimorfizmi paylaşırlar. Bazı durumlarda, bir türdeki gen kopyaları bir diğer türdeki gen kopyalarına, kendi türlerindeki kopyalardan daha yakındırlar. Böyle durumlarda, genlerin filogenisi, geni taşıyan türlerin filogenisiyle örtüşmeyebilir.
8. Türler (ya da yarı türler), önceden ayrı yurtlu olan toplumların temas kurdukları yerler olan, melez bölgelerinde sıklıkla melezleşirler. Bazı lokuslardaki alellerin sadece bazıla-

rı melezleşen toplumlara girerler ve farklı diklik derecelerine sahip dereceli alel sıklığı değişimleri oluştururlar. Böyle bir dereceli değişimin dikliği, yayılma hızına, seçilmin gücüne ve seçilen lokuslarla genetik bağlantı göstermesine bağlıdır.

Terimler ve Kavramlar

aynı türe ait
birlikte uyumlu gen havuzu
biyolojik tür kavramı (BTK)
davranışsal yalıtım
Dobzhanksy-Muller uyuşmazlığı
F_2 yıkımı
filogenetik tür kavramı (FTK)
gen sızması (İntrogresyon)
gerilim bölgesi
Haldane kuralı
ikincil temas
kardeş tür
melez bölgesi (birincil, ikincil)
özel çiftleşme tanıma sistemi
sitoplazma uyuşmazlığı
soy hattı ayrılması
üreme engelleri
üst tür
yakın kardeş tür
yarı tür
zigot öncesi engeller
zigot sonrası engeller

İleri Okuma Önerileri

J A Coyne ve H. A. Orr'un *Speciation* adlı kitabı, (Sinauer Associates Sunderland, MA, 2004) türleşme üzerine, geçmiş 40 yıldan fazla bir süredir en kapsamlı kitaptır. Yazarlar, türleşme hakkındaki hipotez ve verileri dikkatlice analiz etmişler ve konuyla ilgili olarak büyük miktardaki literatürü özetlemişlerdir. Türleşme kavramları hakkında kapsamlı bir tartışmanın yanında, biyolojik tür kavramı hakkında dayanakları titizlikle ortaya koymuşlardır.

Ernst Mayr tarafından yazılmış üç kitap, *Animal Species and Evolution*, (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1963) özetlenmiş ardılı *Populations species and Evolution* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1970) ve öncülü *Systematics and the origin of species*, (Columbia University Press, New York, 1942) hayvan türleri ve türleşmenin doğası üzerine klasik çalışmalardır. Bitkiler için eşdeğer bir temel çalışma, G. L. Stebbins tarafından yazılan *Variation and evolution in Plants*'tır. (Columbia University Press, New York 1950). Bu konu V. Grant'in (Columbia Universtiy Press, New York, 1981) *Plant speciation*'ında da ele alınmaktadır.

D. J. Howard ve S. H. Berlocher 'in editörlüğünü yaptıkları *Endless forms, Species and speciation* (Oxford University Press, Oxford and New York, 1998), tür kavramı ve türleşme üzerine düşünmeyi kışkırtan denemeleri içeren bir derlemedir. R. G. Harrison editörlüğündeki *Hybrid zones and the evolutionary process*, (Oxford University Press, New York, 1993) bu karmaşık konu üzerine, hayvanlar ve bitkiler hakkında örnek çalışmaları da içeren denemeleri derlemektedir.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Belirli derecede genetik karşılıklı değişim, çoğunlukla eşeysiz olarak üreyen bakterilerde görülür. Biyolojik tür kavramının bakterilere uygunlanıp uygulanamayacağı tartışmasında hangi evrimsel etkenler dikkate alınmalıdır?
2. Biyolojik tür kavramının yerine filogenetik tür kavramının kabul edildiğini varsayın. Bu durumda, (a) türleşme mekanizmaları üzerine evrimsel araştırma, (b) ekolojik birliklerdeki tür çeşitliliği ile ilgili çalışmalar, (c) dünya çapındaki tür çeşitliliği tahminleri ve (d) Amerika Birleşik Devletleri Tehlike Altındaki Türler Eylem Planı gibi yasal taslaklar altındaki koruma uygulamaları için ne tür çıkarımlarda bulunabilinir?
3. Bitki bilimciler, genellikle biyolojik tür kavramını kabul etme konusunda hayvan bilimcilerden daha isteksizdirler. Örneğin Raven (1976) ve Levin (1979)'in makalelerindeki tartışmalarını/iddialarını okuyun ve tartışın.
4. Bulunduğunuz alanda büyüyen aynı cinsten iki bitki türünü teşhis edin. (a) Bu bitki türleri arasında herhangi bir gen akışı olup olmadığına karar vermenizi ve (b) onlar arasındaki farklılıkların devamını sağlayan üreme bariyerlerini belirlemenizi sağlayacak bir araştırma programı önerin.
5. Melez bölgeleri ile ilgili çalışmalar, mitokondriyal ve kloroplast DNA belirteçlerinin, çoğunlukla çekirdeksel gen belirteçlerine göre melez bölgesinden daha uzağa taşındığını ve daha yüksek bir sıklığa sahip olduğunu göstermiştir (Avise 1994, sayfa. 284-290). Böylece, melezleşme bölgesinden uzakta melez soyun fenotipik belirtilerini gösterme-

yen bireyler, diğer türün (yarı tür) mitokondriyal veya kloroplast genomlarına sahip olabilir. Bu örüntüyü nasıl açıklarsınız?

6. Ziyaret etmenizin olanaklı olmadığı uzak bir yerde yaşayan çok az çalışılmış bir yaprak kınkanatlısı cinsiyle ilgilendiğinizi varsayın. Bu bölgedeki bir araştırma istasyonunda araştırma yapacak olan biyolog bir arkadaşınız sizin için bazı örnekleri toplayıp alkolde saklamaya gönüllü oluyor. Böylelikle böceklerin hem morfolojisini hem de DNA dizilerini çalışma fırsatınız olacak. Arkadaşınızın size getireceği örnekte kaç tane tür olacağını nasıl anlarsınız? Arkadaşınızın sizin için her bir örnekten DNA çıkaracağını ve güvenli biçimde size ulaştıracağını, ancak böceklerin kendisini yolda kaybettiğini varsayarsanız, ne kadar tür olduğuna nasıl karar verirdiniz? Ya da, böyle bir kararı verebilmek olanaklı mıdır?

7. İki ya da daha çok sayıdaki akraba taksonun, Şekil 2.19'daki siklit balıklarında olduğu gibi, gen soy hatları açısından polifiletik olduğunu varsayınız. Bu durumun atasal polimorfizmin eksik ayrılmasından mı (yani, geçmişte birleşimin yokluğundan) yoksa gen sızması sonucu melezleşmeden mi kaynaklandığını anlamanıza yardım edecek kanıtlar ne olablir?

Türleşme: Türlerin Ortaya Çıkışı

16

Bu bölümde türlerin nasıl ortaya çıktığı konusunu ele alacağız. Türü sadece ayırt edici özelliklere sahip toplumlar olarak tanımlarsak, türlerin nasıl ortaya çıktığı sorusu kolayca yanıtlanabilir: doğal seçilim ya da genetik sürüklenme yeni alel ya da özelliklerin sabitlenmesini sağlayabilir (bkz. Bölüm 10-13). Ama eğer ayırt edici özelliklerin kalıcılığı, toplumlar arasındaki üreme yalıtımına bağlıysa ve üreme yalıtımını türlerin belirleyici özelliği olarak kabul ediyorsak, o zaman türleşmedeki esas soru gen alışverişini önleyen genetik temelli engeller nasıl ortaya çıkmış?' olmalıdır.



Ayçiçeğinde türleşme. *Helianthus annuus* ve *H. petiolaris* iki farklı ayçiçeği türüdür. Bu türlerin birbirleriyle çaprazlanması sonucunda birçok melez ayçiçeği türü ortaya çıkmıştır (bkz Şekil 16.20). Bu melez türlerden biri olan ve kumul tepelerinde yetişen *H. anomalus*, ata türlerden daha kurak ve daha sert ortamlarda yaşayabilir (Foto Jason Rick, Loren Rieseberg'in izniyle).

Zigot sonrası üreme engelleri (örn., melez bireylerin yaşayamaması ve melez kısırlığı) dikkate alınırsa, bu sorunun cevabının kolay olmadığı hemen anlaşılır. Eğer iki toplumdan biri A_1A_1 öteki de A_2A_2 genotipi için sabitlenmişse ama A_1A_2 genotipi düşük üreme başarısına sahipse bu iki toplum birbirinden nasıl ayrılmıştır? Atasal toplum hangi aleli taşırsa taşısın (diyelimki A_1'i), A_1A_2 genotipinin uyum başarısının düşük olması diğer alelin (A_2'nin) sıklığının artmasını ve böylece üreme bakımından yalıtılmış bir toplum ortaya çıkmasını engelleyecektir. Toplumlar arasındaki üreme engelinin birden daha fazla lokus tarafından kontrol edildiğini düşünelim.

TABLO 16.1 *Türleşme Modelleri*

I. Aralarında üreme yalıtımı oluşan toplumların coğrafi yayılımına göre sınıflandırma:
- A. Ayrı yurtlu türleşme
  - 1. Toplumsal yalıtımla türleşme yoluyla
  - 2. Çevre yurtlu türleşme yoluyla
- B. Komşu yurtlu türleşme
- C. Aynı yurtlu türleşme

II. Genetik ve evrimsel nedenlere göre sınıflandırma[1]:
- A. Genetik ayrılmalar (farklı alellerin sabitlenmesi) yoluyla türleşme
  - 1. Genetik sürüklenme yoluyla
  - 2. Doruk değişmesi (çevre yurtlu türleşme)
  - 3. Doğal seçilim yoluyla
    - a. Ekolojik seçilim yoluyla
      - i. üreme yalıtımı için seçilim
      - ii. üreme engellerinin seçilimi
      - iii. pleitropik genlerin seçilimi
    - b. Eşeysel seçilim yoluyla
- A. Sitoplazmik uyumsuzluk yoluyla türleşme
- B. Sitolojik farklılaşma yoluyla türleşme
  - 1. Çoktakımlılık (poliploidi) yoluyla
  - 2. Kromozomların yapısal düzenlenmesi yoluyla
- C. Yeniden birleşim (rekombinasyon) yoluyla türleşme

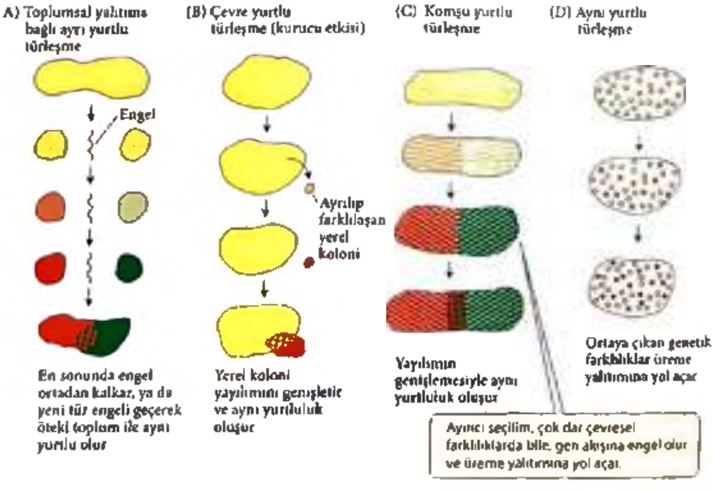
1 Genetik ve evrimsel nedenlere göre yapılan sınıflandırmada görülen türleşme şekillerinin çoğu, coğrafi yayılışa bağlı olarak görülen türleşme şekilleri (ayrı yurtlu, komşu yurtlu ve aynı yurtlu) içinde de gerçekleşebilir. Ayrıca, "Genetik ayrılmalar yoluyla" adı altında listelenen evrimsel nedenlerin bazıları sitoplazmik uyumsuzluk, sitolojik farklılaşma ve/veya yeniden birleşme yoluyla türleşme için de geçerlidir.

Çokgenli bir özellik tarafından sağlanan üreme yalıtımının doğurduğu sorun ise yeniden birleşimlerin (rekombinasyon) ara genotipler ortaya çıkarmasıdır. Örneğin, birkaç lokus çiftleşmenin zamanlamasını belirliyor olsun ve $A_1A_1B_1B_1C_1C_1$ genotipindeki bireyler çiftleşme mevsiminin başlarında, $A_2A_2B_2B_2C_2C_2$ genotipindeki bireyler de çiftleşme mevsiminin sonlarında üreyebildiğinden bu iki grup arasında üreme yalıtımı oluşabilir. Ancak diğer tüm ara genotipler bu iki uç mevsim arasında çiftleşeceklerinden bu iki uç grup arasında gen akışını sürdüren bir "köprü" oluşturacaklardır. Bu durumda türleşmenin esas sorunu, ara formlara sahip olmayan iki farklı toplumun nasıl oluşacağıdır. Zigot-öncesi ve zigot-sonrası yalıtımı oluşturan özellikler ne olursa olsun, bu sorun varlığını korur.

Türleşme Modelleri

Bu soruna getirilen birçok akla yatkın çözüme TÜRLEŞME MODELLERİ adı verilir. Türleşme modelleri, birkaç kritere göre sınıflandırılabilir (Tablo 16.1); bunların arasında *coğrafyadan kaynaklı* gen alışverişi engelleri, engellerin *genetik temeli*, ve engellerin *evrimsel nedenleri* sayılabilir.

Türleşme, birbiri içine geçen üç çeşit coğrafi durumda oluşabilir (Şekil 16.1). **Ayrı yurtlu (allopatrik** allo = ayrı, **patri** = **yurt) türleşme** , coğrafi bir engelden ötürü aralarındaki gen alışverişi yok sayılabilecek seviyelerde olan toplumlar arasında üreme yalıtımının evrimleşmesidir. Çoğunlukla, ayrı yurtlu türleşmenin iki tipi olan *vikaryant* ya da *toplumsal yalıtıma bağlı türleşme* (iki büyük toplumun birbirinden farklılaşması; Şekil 16.1A) ile *peripatrik* ya da *çevre yurtlu türleşme* (küçük bir toplumun, geniş coğrafi dağılıma sahip atasal formdan farklılaşması; Şekil 16.1B) arasında ayrım yapılır. **Komşu yurtlu (parapatrik) türleşmede** aralarında orta derecede gen akışı olan toplumlar birbirinden farklılaşır ve aralarında üreme yalıtımı oluşur (Şekil 16.1C) **Aynı yurtlu (simpatrik)** türleşme ise, başlangıçta rastgele çiftleşen (panmiktik) bir toplumda üreme engellerinin evrimleşmesidir (Şekil 16.1D). Bu üç türleşme modeli, işleyiş mekanizmaları bakımından temelde birbirleriyle aynıdır. Ayrı yurtlu, komşu yurtlu ve aynı yurtlu türleşme bir süreklilik oluştururken, organizmaların dışındaki



Şekil 16.1 Coğrafi yayılış alanına bağlı olarak türleşmenin üç farklı modeli. (A) Vikaryans yoluyla ayrı yurtlu türleşme. (B) Çevre yurtlu yolla (kurucu toplum etkisiyle) olan ayrı yurtlu türleşme. (C) Komşu yurtlu türleşme. (D) Aynı yurtlu türleşme.

fiziksel bir engelin (ayrı yurtlu türleşmede olduğu gibi) ya da organizmaların biyolojik özelliklerin evrimsel değişiminin (aynı yurtlu türleşmede olduğu gibi), başlangıçtaki gen alışverişini ne ölçüde azaltabildiği noktasında farklılık gösterirler. Ayrı yurtlu türleşmenin yaygın olduğu genel kabul görürken, komşu ve aynı yurtlu türleşmenin gerçekten olup olmadığı tartışılmaktadır.

Genetik açıdan, üreme engelleri, genetik farklılaşmaya (genellikle birkaç ya da birçok lokusta alel farklılıkları) sitoplazmik uyumsuzluğa veya sitolojik farklılaşmalara (çok takımlılık ya da kromozomların yapısal yeniden düzenlenmeleri) bağlı olarak ortaya çıkabilir. Bu bölümün çoğunda, genetik faklılaşmaya dayalı türleşmeyle ilgileneceğiz.

Diğer bütün özelliklerde olduğu gibi, üreme engellerinin evriminden de genetik sürüklenme ve mutasyon sonucu oluşan genetik değişimler üzerindeki doğal seçilim sorumludur. DORUK DEĞİŞİMİYLE TÜRLEŞME adı verilen çevre yurtlu türleşmenin gerçekleşmesi için hem genetik sürüklenme hem de doğal seçilim gereklidir. Hem eşeysel seçilim hem de doğal seçilimin ekolojik nedenleri türleşmeye yol açabilirler. Bazı durumlarda, üreme yalıtımı için, yani melezlenmeyi engelleyici, seçilim olabilir (Bölüm 11'de tartışılan *'özellik için' seçilim* ve *'özelliğin' seçilimi* kavramları arasındaki farkı hatırlayın). Öbür taraftan, üreme yalıtımı başka nedenlerle ortaya çıkan genetik değişimlerin yan ürünü olarak ortaya çıkabilir (Muller 1940; Mayr 1963). Bu durumda, yalıtıcı özelliğin kendisi üzerinde UYUMSAL AYRILMA görülebilir (örn. iklimsel etkenler, iki farklı mevsimde üremeye teşvik ederek, toplumların birbirleriyle üremesini engelleyebilir), ya da üreme engeli, farklı işlevleri için seçilen genlerin pleiotropik yan ürünü olarak ortaya çıkabilir.

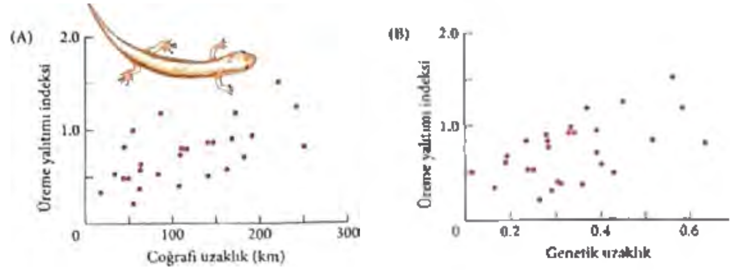
Ayrı Yurtlu Türleşme

Ayrı yurtlu türleşme, fiziksel bir engel (topografi, su ya da kara, elverişsiz habitat, vb.) tarafından coğrafi olarak ayrılmış toplumlar arasında genetik üreme engellerinin evrimleşmesidir. Fiziksel engeller gen akışını toplumlar ileride bir araya gelse bile aralarında gen alışverişini engelleyecek genetik farklılıkların ortaya çıkmasını sağlayacak kadar azaltır (Şekil 16.1A). Ayrı yurtluluk bireylerin ya da eşey hücrelerinin hareketinin büyük ölçüde kısıtlanması olarak tanımlanır, coğrafi uzaklık ile değil. Bu nedenle, özellikle yayılma yetenekleri sınırlı olan ya da belirli yaşam alanlarını tercih eden türlerin toplumları "mikrocoğrafi" olarak ayrılırlar (örn., bir gölde, ancak belirli yaşam alanı parçalarında yaşayabilen toplumlar). Evrimsel biyologların hepsi ayrı yurtlu türleşmenin, en azından hayvanlar için, başlıca türleşme modeli olduğu konusunda hemfikirdirler (Mayr 1963; Coyne ve Orr 2004).

Ayrı yurtlu toplumlar yayılış alanlarını genişleterek tekrar temasa geçebilirler (örn., Şekil 6.15 buzul çağı sonrasında yayılış alanlarının genişlemesi). Ayrı yurtluluk boyunca etkili üreme engelleri evrimleşmiş ise, toplumlar aralarında gen alışverişi olmadan aynı yurtlu olabilirler. Eğer üreme yalıtımı yetersizse, melez bölgeleri ortaya çıkacaktır (melez bölgeleri ve olası yazgıları ilgili olarak bkz. Bölüm 15). Geçmişte yayılım alanlarının genişlemesinden dolayı günümüzde aynı yurtlu olarak gözlediğimiz kardeş türler, aynı yurtlu değil, ayrı yurtlu türleşme geçirmiş olabilirler.

Ayrı yurtlu türleşme ile ilgili kanıtlar

Doğal seçilim ve genetik sürüklenme toplumların genetik olarak farklılaşmalarına neden olacağından coğrafi bakımdan yeteri kadar uzun süre ayrı kalan toplumların farklı birer türe dönüşmeleri neredeyse kaçınılmazdır. Birçok türün coğrafi olarak ayrılmış toplumları arasında zigot öncesi ve/ya da sonrası üreme yalıtımı görülür. Örneğin, Stephen Tilley ve arkadaşları (1990), ABD'nin doğusundaki Apalachian Dağları'nın güneyinde yaşayan semenderlerde (*Desmognathus ochrophaeus*) eşeysel yalıtım üzerinde araştırmalar yapmışlardır. Aynı (homotipik) ve farklı toplumlardan (heterotipik) erkek ve dişileri bir araya getirerek, çiftleşme oranlarını kaydetmişlerdir. Çiftler arasındaki eşeysel yalıtımın derecesi sıfırdan neredeyse tam yalıtıma kadar kesintisiz dağıldığını gösterdiğini görmüşlerdir (Şekil 16.2). Çiftlerin geldiği toplumların uzaklığı arttıkça, genetik farklılığın da arttığı (allozim sıklığına dayalı bir genetik farlılık endeksi olan Nei'nin *D* değeri kullanılmıştır) ve çiftleşme olasılığının da düştüğü bulunmuştur.



Şekil 16.2 Semender (*Desmognathus ochrophaeus*) toplumlarında farklı düzeylerde eşeysel üreme yalıtımları. (A) Toplumlar arasında coğrafi uzaklık arttıkça eşeysel yalıtım derecesi de artmaktadır. (B) Aynı şekilde, toplumlar arasında genetik uzaklık arttıkça yalıtım derecesi artmaktadır (genetik uzaklık ölçütü olarak, bir kaç lokus bakımından allozim sıklığına dayanarak hesaplanan Nei'nin D uzaklığı alınmıştır) (Tilley vd. 1990).

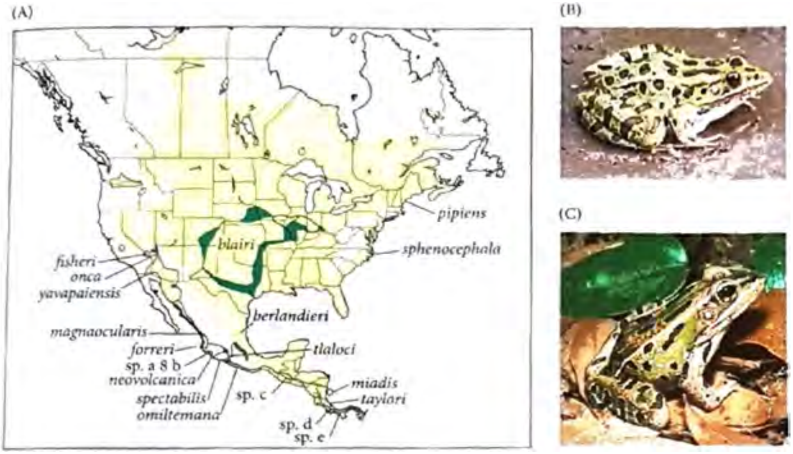
Türleşme, ortaya çıkan coğrafi engellerin jeolojik geçmişi ile çoğu kez yakından ilgilidir. Örneğin, Pliosen döneminde, Panama kıstağının ortaya çıkması, deniz canlılarını Büyük (Pasifik) Okyanus ile Karayip Denizi toplumlarına ayırmış ve ayrılan toplumlar farklılaşarak ayrı türler haline gelmişlerdir. Böylesi yedi karides türü çiftinin laboratuvarda gerçekleştirilen çiftleşmelerinden sadece %1'inde doğurgan yavrular elde edilmiştir (Knowlton vd. 1993). Bazı durumlarda farklılaşmış formlar arasındaki TEMAS BÖLGELERİ, önceden ayrı yurtlu olan toplumların buluşma noktasını belirler. Örneğin, Eldredge Birmingham ve John Avise (1986; Avise 1994) ABD'nin güneydoğu kıyısal düzlüklerindeki ırmaklarda altı balık türünün mitokondriyel DNA'sıyla filogenetik analizler yaptılar. DNA dizi analizlerine göre, her tür, doğu ve batı olmak üzere iki dala ayrılmaktaydı ve bu dallar, batı Florida'da temas halindeydiler (Şekil 16.3). Bu durum, geçmiş jeolojik zamanlarda doğu ile batı toplumları arasında gen akışının azaldığını göstermekteydi. DNA dizilerindeki farklılık derecesi incelendiği zaman, bu iki farklı DNA dalının 3-4 milyon yıl önce birbirlerinden ayrıldığı (yalıtıldığı) anlaşıldı. O zamanlarda deniz seviyesi bugünkünden daha yüksekti ve bu nedenle tatlısu balıklarının yayılımı üzerinde coğrafi bir engel oluşturmaktaydı.

Birçok durumda, akraba türler coğrafi olarak birbirlerinin yerini alırlar. Bu durum onların, belki de ayrı yurtlu kökenden geldiğinin bir göstergesidir. Örneğin, bir zamanlar *Rana pipiens* türünün farklı coğrafi ırkları olarak düşünülen leopar kurbağalarının Kuzey Amerika'da iki farklı dal içinde kümelenen 27 türü vardır (Hillis 1988). Her daldaki türlerin coğrafi yayılım alanları ya çok az örtüşmektedir ya da hiç örtüşmemektedir (Şekil 16.4). Bu türler gerçekten ya da potansiyel olarak yaşam alanına, üreme mevsimine, çiftleşme çağrısına, ve/veya melez yaşayamazlığına bağlı olarak birbirlerinden yalıtılmışlardır.

Ayrı yurtlu türleşme, olumsuz bazı kanıtlarla da desteklenmektedir. Örneğin, ana kıtadan uzaklarda ayrı kalmış küçük bir adada, aynı kökenden gelen iki kardeş kuş türünü birlikte göremezsiniz. Çünkü, ayrı kalmış bir ada küçük bir kara parçasıdır ve bu derece küçük kara parçalarında kuş toplumları arasında coğrafi yalıtım oluşturacak koşullar oluşmaz. Bu nedenle küçük adalarda kardeş kuş türleri evrimleşemez (Coyne ve Price 2000). Eğer bir adada birbiriyle akraba iki ya da daha fazla kuş türü varsa, bunlar bu adaya ya anakaradan, ya da başka adalardan (çoğunlukla da farklı zaman dilimlerinde) gelmişlerdir. Örneğin, Galapagos



Şekil 16.3 Önce birbirinden ayrılarak belirli bölgelerde sığınmış, fakat daha sonra yayılış alanları genişleyerek zamanla birbiriyle temas sağlamış altı türün toplumlarında genetik farklılaşmanın bir kanıtı. Bu altı balık türünün her biri, mitokondri DNA haplotiplerine göre, biri doğu bölgesinde yaşayanlar öteki de batı bölgesinde yaşayanlar olmak üzere iki farklı dala ayrılmaktadır. Çalışmada üç farklı aile temsil edilmiştir: Centrarchidae Amiidae ve Poeciliidae.

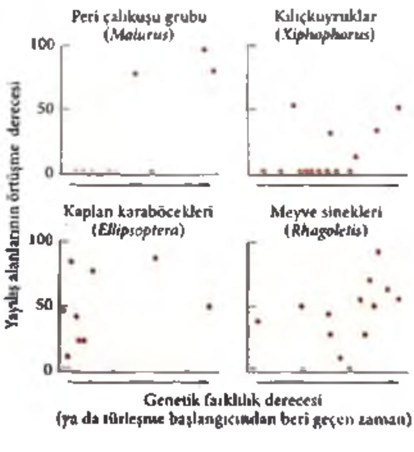


Şekil 16.4 (A) Leopar kurbağalarının (*Rana pipiens*) iki büyük dalından birinde yer alan türlerin coğrafi yayılışı. Çakışma bölgelerinde (koyu renkli kısım) son yıllarda yapılan araştırmalar bu türlerin birbirlerinden üreme yalıtımı ile ayrıldığını göstermektedir. Söz konusu türlerin birbirlerine göre yayılışları, daha çok ayrı yurtlu ya da komşu yurtlu niteliktedir. Bu durum, bu türlerin önce yerel olarak ayrıldıklarını ve sonra da, ayrılışı izleyen evrelerde genetik bakımdan farklılaştıklarını göstermektedir. (B) Bir kuzey bölgesi türü olan *Rana pipiens pipiens*. (C) Florida bölgesinde yaşayan leopar kurbağası, *Rana sphenocephala sphenocephala*. (A, Hills 1998'den; B, © Rod Planck/ Photo Researchers Inc.; C, © Suzanne ve Joseph Collins/ Photo Researchers, Inc.)

Takımadalarında yer alan pek çok adada önce başka adalarda evrimleşip, sonra da aynı yurtlu olan Darwin ispinozlarının iki ya da daha fazla türü yaşar. Öte yandan Galapogos'un kuzeydoğusunda çok uzak ve yalıtılmış bir bölgede yer alan Cocos adasında sadece bir ispinoz türü vardır ve Galapagos adasındaki akrabalarının doldurduğu birkaç ekolojik nişi doldurmaktadır (Werner ve Sherry 1987; bkz. Şekil 3.22 ve Bölüm 18).

Tim Barraclough ve Alfried Vogler (2000) zaman içinde, ayrı yurtlu türleşme sonucu ortaya çıkan türlerin coğrafi yayılış alanlarının örtüşme derecesi yanlızca sıfırdan yukarı doğru artabilecekken, aynı yurtlu türleşme sonucu ortaya çıkan türlerin örtüşme derecesi aynı kalıcak, ya da azalacaktır. Yakın akraba olan birçok kuş, böcek ve balık dalına ait türlerin yayılım alanı örtüşmesi ile aralarındaki moleküler farklılığı bir grafik haline getirdiler ve bunu ilgili türler arasındaki gen alışverişinin azalmaya başlamasından bugüne kadar geçen zamanın bir göstergesi olarak kullandılar. Bazı gruplar ayrı yurtlu türleşmede beklendiği gibi zamanla artan bir örtüşme gösterirken (Şekil 16.5A, B), iki böcek grubu aynı yurtlu türleşmesiyle bağdaşan bir sonuç verdiler (Şekil 16.5C, D)

Şekil 16.5 Birbiriyle çok yakın akraba türlerin yayılış alanlarının örtüşme derecesi ile genetik farklılık derecesi arasındaki ilişkiyi gösteren grafik. Ayrı yurtlu türleşmeden beklendiği gibi, çalıkuşlarında ve kılıçkuyruk balıklarında türleşmenin başlamasından bu yana geçen zaman arttıkça yayılış bölgesinde örtüşen alan artmaktadır. Aynı yurtlu türleşmeden beklendiği şekilde C ve D grupları içinde yer alan böcek türü çiftlerinde ise zaman ile örtüşme alanı arasında bir ilişki görülmemektedir (Barraclough ve Vogler 2000).

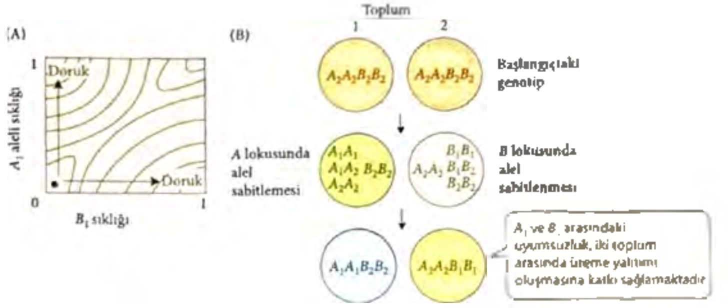


Toplumsal yalıtıma bağlı ayrı yurtlu türleşme

Genetik sürüklenme, doğal seçilim ya da bu iki etkenin ortaklaşa etkisine dayalı olan vikaryant yani toplumsal yalıtıma bağlı ayrı yurtlu türleşme modelleri ortaya atılmıştır. Genetik sürüklenme ve seçilimin ortaklaşa etkisi daha sonra, çevre yurtlu türleşme konusu incelenirken açıklanacaktır.

UYUMSUZLUĞUN KÖKENİ. Melez bireylerin üreyememesi (eşeysel uyumsuzluk ve buna bağlı üreme engeli) nereden kaynaklanır? Dobzhansky (1936) ve Muller (1940) bu konudaki tartışmaları açıklayan bir model ortaya koymuşlardır. Bu model; üreme engelinin iki veya daha fazla lokus tarafından kontrol edildiğini ve bu lokusların aynı zamanda uyum başarısı üzerinde birbiriyle etkileşim içinde olduğunu varsayar.

Aynı kökenden gelen iki ayrı yurtlu toplumu ele alalım ve bunların ortak atalarının $A_2A_2B_2B_2$ genotipinde olduğunu varsayalım (Şekil 16.6). Herhangi bir nedenle, 1. toplumda zamanla A_1 alelinin A_2 alelinin yerini aldığını, 2. toplumda da B_1 alelinin B_2 alelinin yerini aldığını düşünelim. Adı geçen alellerin bu şekilde sabitlenmesi sonucunda 1. toplumunun bütün bireyleri $A_1A_1B_2B_2$ genotiplerinden, 2. toplumun bütün bireyleri de $A_2A_2B_1B_1$ genotiplerinde olacaktır. Peki, bu nasıl gerçekleşir? Örneğin, 1. toplumda B lokusunda genotipler B_2B_2 olduğu sürece A_1A_1 ve A_1A_2 genotiplerinin A_2A_2 genotiplerine eşit



Şekil 16.6 Alellerin sabitlenmesi yoluyla iki toplum arasında üreme yalıtımı oluşmasına yol açan Dobzhansky-Muller modeli. Bu modelde her iki toplumun da ataları, $A_2A_2B_2B_2$ genotipindeki bireylerden gelir. (A) Bir toplumun farklı uyumsal doruklara doğru nasıl yol aldığını gösteren uyumsal yerbetim. Yükselti eğrilerini çağrıştıran eğriler, her iki lokustaki alel sıklıkları bakımından toplumun sahip olduğu ortalama uyum başarısını göstermektedir. (B) Her bir toplumda, zamanla, farklı lokuslarda alel sabitlenmesi (1. toplumda A_1; 2. toplumda B_1) gerçekleşir. $A_1A_2B_1B_2$ birleşimi gösteren genotipler düşük başarıma sahiptir (bu durum, yerbetimin orta kısmına denk düşen "vadi" ile temsil edilmektedir). Bu genotiplerdeki düşük başarımın nedeni A_1 ile B_1 arasındaki zigot öncesi ve zigot sonrası uyuşmazlıktan ileri gelmektedir.

ya da daha üstün uyum başarısına sahip olduklarını varsayalım. Aynı şekilde, 2. toplumda da A lokusunda genotipler A_2A_2 olduğu sürece B_1B_1 ve B_1B_2 genotipleri, B_2B_2 genotiplerine eşit ya da daha üstün uyum başarısına sahip olsunlar. Böyle bir durumda adı geçen aleller, uyum başarılarının farklı olması durumunda doğal seçilim aynı olması durumunda genetik sürüklenme ile sabitlenir. Oysa, A_1 ve B_1 arasındaki epistatik bir etkileşim, $A_1A_2B_1B_2$ melez genotipinin doğurganlığının ya da uyum başarısının düşük olduğu ya da $A_1A_1B_2B_2$ ve $A_2A_2B_1B_1$ genotiplerini arasında bazı zigot öncesi üreme engelleri (farklı eşeysel davranışlar gibi) olan, eşeysel uyumsuzluğa yol açar. Bu modelin önemli özelliği, toplumlardan hiçbirinin, başarısız heterozigotların yer aldığı her hangi bir aşamadan geçmemiş olmasıdır. Birbiriyle uyumsuz olan alellerden hiçbiri, aynı toplum içinde bir diğerine karşı "sınanmamıştır".

Üçüncü bir lokusta belirli bir mutasyon (örneğin, C_1) $A_1A_1B_1B_1$ genotiplerinden oluşan bir toplumda sabitlenmiş, ama A_2 ve B_2'den herhangi biri ile de uyumsuz olabilir ve melez bireyin uyum başarısının düşük olmasına da yol açabilir. Aynı şekilde başka bir lokustaki D_1 mutasyonu sabitlenmiş ve A_2, B_2 ya da C_2 ile uyumsuz olabilir. Alel farklılıkları biriktikçe, melezlerin eşeysel uyumsuzluğuna ve düşük uyum başarısı göstermelerine yol açan mutasyonların ortaya çıkma olasılığı da artar. Bütün bunların sonucunda melez verimsizliği ve melez ölümleri, zaman geçtikçe geometrik olarak artabilir (Orr 1995).

Genetik verilerle de desteklenen bu model, epistatik etkileşimler sonucunda toplumlar arasında üreme yalıtımı (Dobzhansky—Muller uyumsuzluğu) oluşabileceğini göstermektedir (bkz. Bölüm 15). Alel değişimleri genetik sürüklenme ya da doğal seçilim yoluyla ortaya çıkabilir. Şimdilik, genetik sürüklenme yoluyla olan alel sabitlenmesini ve bundan türleşme olması olasılığını bir kenara bırakarak, doğal seçilimin türleşmeye nasıl yol açtığı konusunu tartışacağız.

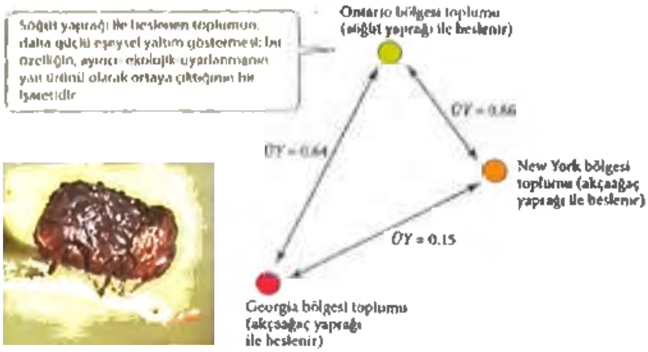
DOĞAL SEÇİLİMİN ETKİSİ. Toplumsal yalıtıma bağlı ayrı yurtlu türleşmenin nedeni olarak en yaygın kabul gören görüş, *zigot öncesi ve/veya zigot sonrası eşeysel uyumsuzluğa yol açan genetik farklılıkların doğal seçilim yoluyla evrimleşmesile ortaya çıktığıdır.* Üreme yalıtımlarının bazıları, belki de büyük bölümü, toplumlar ayrı yurtluyken evrimleşir. Daha sonra toplumlar, yayılımlarının genişlemesiyle bir araya gelse bile, artık bu toplumlar arasında gen alışverişini engelleyen üreme engelleri tam olarak oluşmuştur (Mayr 1963). Bir bakıma türleşme, ayrı yurtluluk sırasında farklı toplumlarda ayırıcı seçilimin bir etklisi, ya da bir yan ürünü, olarak ortaya çıkmaktadır. Bu ayırıcı seçilim, ekolojik olabileceği gibi eşeysel de olabilir.

Başka bir olasılık da doğal seçilimin zigot öncesi (örn., eşeysel) üreme engellerinin oluşumu lehine işlemesidir. Bu durumda seçilim, *üreme engeli oluşmasını destekleyici* (güçlendirici) yönde çalışır.

Ekolojik seçilim ve türleşme

Ayrı yurtlu toplumlar ve türler hem uyumsa ayrılma hem de üreme yalıtımının evrimleşmesi ortaya çıkabilir ama üreme yalıtımının uyumsa ayrılmanın bir *sonucu* olduğunu göstermek, her iki sürecin genetiksel ve nedensel olarak birbirleriyle iliş-

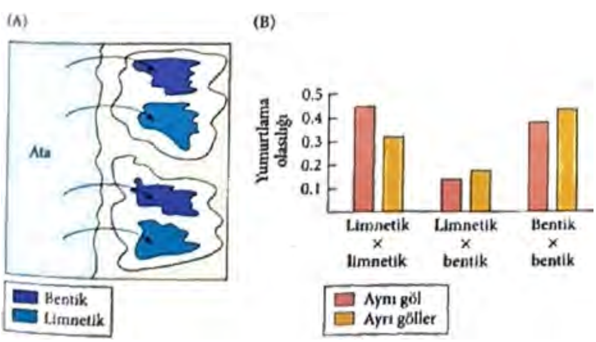
kili olduklarını gösteren kanıtlar bulmayı gerektirir. Bu konudaki en doğrudan kanıt, *Drosophila* ve karasinekler üzerinde yapılan laboratuvar deneylerinden gelir. Bu deneylerde, aynı ana toplumdan ayrılan alt-toplumlar, değişik morfolojik, davranışsal ve fizyolojik özellikler için, kuşaklar boyu ayırıcı seçilime tabi tutulmuşlardır (Rice ve Hostert 1994). Bu deneylerin çoğunda, çalışılan alt-toplumlar arasında kısmi eşeysel, ya da zigot sonrası, üreme yalıtımı ortaya çıkmıştır. Bu çalışmalar, laboratuvar koşulları altında değişik özellikler üzerinde ayırıcı seçilim uygulanınca, seçilimine koşut üreme yalıtımı oluşmaya başladığını ve türleşmeye doğru bir ilerleme kaydedildiğini göstermektedir. Buna göre, *üreme yalıtımına yol açan özellikler* ile *ayırıcı seçilim uygulanan özellikler* ya bazı ortak genler tarafından (pleitropik etki), ya da birbirleriyle yakın bağlantılı genler tarafından kontrol edilmektedir.



Şekil 16.7 Eşeysel yalıtım, yaprak böceğinin (*Neochlamisus bebbianae*) ekolojik bakımdan birbirinden farklı olan toplumları arasında, ekolojik bakımdan birbirine benzer olan toplumlarına göre daha güçlüdür. Şekilde, toplumlar arasında görülen üreme yalıtımı göstergesi (ÜY) laboratuarda yapılan eşleştirme deneylerinden elde edilmiştir. Toplumların coğrafi yakınlığı ile ÜY arasında bir ilişki yoktur. Bu veriler, eşeysel yalıtımın farklı ekolojik uyarlanmaların bir yan ürünü olarak ortaya çıktığını göstermektedir (Funk 1998; Foto: Christopher Brown).

Doğal toplumlarda yapılan bazı çalışmalar da, ayırıcı ekolojik uyarlanmaya yol açan seçilimin, yan ürün olarak toplumlar arasında üreme engeli oluşmasını sağladığını göstermektedir (Coyne ve Orr 2004). Örneğin, maymun çiçeğinde (*Mimilus guttatus*), bakıra toleranslı toplumlar ile toleranssız toplumlar arasındaki melez bireyler düşük yaşayabilirlik gösterirler. Yapılan genetik analizler bu durumdan bakıra toleransı sağlayan bir genin (ya da çok yakın bağlantılı bir lokusun bir alleli) sorumlu olduğunu göstermiştir (Macnair ve Christie 1983). Daniel Funk (1998), üreme yalıtım ekolojik uyarlanmanın bir yan ürünü olarak ortaya çıkıyorsa o zaman farklı konak bitkiye uyum sağlamış ayrı yurtlu böcek toplumlarının kendi aralarındaki yalıtımın, aynı konak bitkiden beslenen ayrı yurtlu böcek toplumlarındakine göre daha güçlü olacağını öngörmüştür. Öngörüldüğü gibi, bir yaprak böceği türünün (*Neochlamisus bebbianae*) akçaağaca uyarlanmış iki toplumu söğüt yaprağı ile beslenmeye uyarlanmış toplumdan güçlü bir eşeysel yalıtımla ayrılırken kendi aralarında çok zayıf yalıtım bulunur. (Şekil 16.7).

Yukarıdaki örneklerin aksine, ekolojik rolünden dolayı farklılaşan bir özellik de üreme yalıtımına yol açabilir. Bunun en güzel örneği Bölüm 15'te anlatılan ve farklı tozlaştırıcılara uyarlanım göstermiş olan iki *Mimulus* türüdür (bkz. Şekil 15.7). Kanada'daki bazı göllerde PARALEL EVRİMLEŞMİŞ *Gasterosteus* balığının limnetik (açık sular) bölge ekomorfu ile aynı gölde yaşayan, daha küçük ve farklı biçimli bir bentik (tabanda beslenen) bölge ekomorfu vardır Bu ekomorflar eşeysel olarak yalıtılmışlar ve bulundukları her gölde bağımsız olarak evrimleşmişlerdir (Şekil 16.8A). Paralel ekolojik farklılaşma, ekomorflar arasındaki farklılıkların, ekolojik seçilim sonucu ortaya çıktığını göstermektedir. Laboratuvar denemelerinde, farklı göllerden getirilen aynı ekomorfların, aynı gölden getirilen aynı ekomorflar kadar başarılı bir şekilde çiftleştikleri ancak farklı ekomorfların birbirleriyle çok daha az çiftleştikleri görülmüştür (Şekil 16.8B). Görüldüğü gibi, ekolojik farklılaşmaya bağ-



Şekil 16.8 Üç dikenli balık (*Gasterosteus*) türünde paralel türleşme (A) farklı göllerde açık su (limnetik) ve su tabanında (bentik) birbirinden bağımsız biçimde evrimleşen ekomorflar (B) Aynı gölden ya da ayrı göllerden dişiler, erkekleri morfolojilerini temel alarak tercih ediyor. Tekrar tekrar aynı şekile evrimleştiğine göre yalıtıcı özellik açıkça uyumsaldır.

lı olarak ortaya çıkan özellikler üreme yalıtımı oluşmasına yol açabilmektedir. Limnetik ve bentik formların vücut büyüklükleri arasındaki görülen farklılığın böyle bir özellik olma olasılığı yüksektir (Rundle vd. 2000).

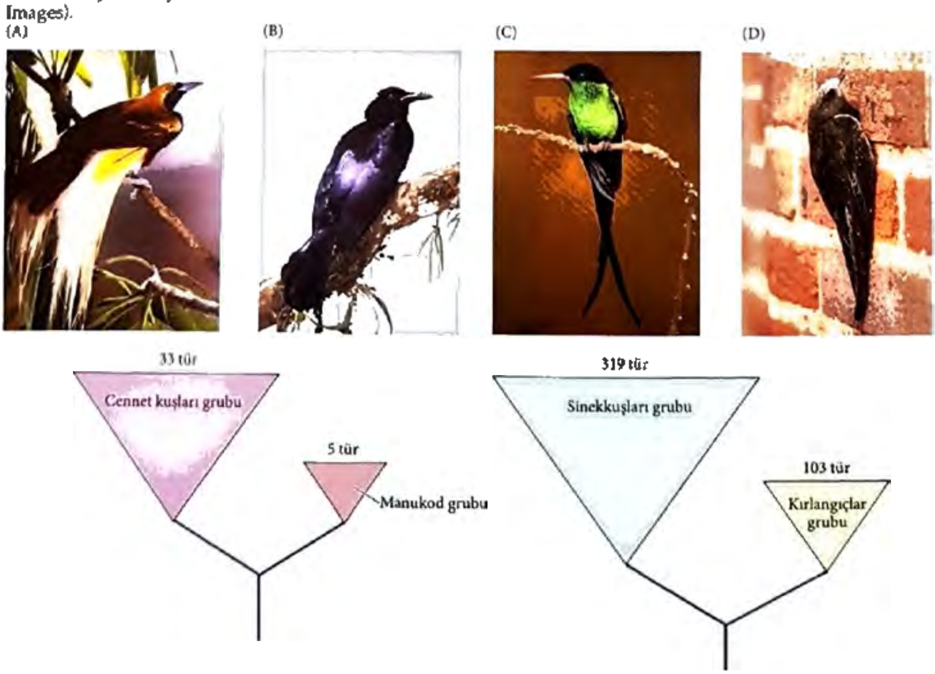
Moleküler veriler de, doğal seçilimin türleşmede oynadığı rol üzerine kanıtlar ortaya çıkartmaya başlamıştır. *Drosophila*'daki *Nup96* geni gibi, üreme yalıtımı oluşmasında rol oynayan bazı genlerin DNA dizilimlerinin belirlenmesiyle (bkz. Şekil 15.5) ortay çıkan yüksek oranda amino asit değişimleri, yönlü seçilimin varlığını göstermiştir.

Eşeysel seçilim ve türleşme

Dişilerin tercih ettiği erkek özelliklerinin eşeysel seçilimi modellerinin gösterdiği üzere, aynı atasal türlerin farklı toplumlarında evrimleşen farklı özellikler ve tercihler türleşmeyle sonuçlanır (Lande 1981; Pomiankowski ve Iwasa 1998; Turelli vd. 2001). Bu sürecin beklenen sonucu, sinek kuşları gibi (bkz. Şekil 15.6) daha birçok hayvan türünü birbirinden ayıran farklı erkek özelliklerinin çeşitliliğinin ortaya çıkmasıdır.

Afrika göl siklidleri, Hawaii *Drosophila*'ları, sülünler ve cennet kuşları gibi çok değişik canlı gruplarında erkek bireylerin genel olarak rengarenk ve süslü olması, eşeysel seçilimin türleşme olayında önemli bir yeri olduğunu göstermektedir (Panhuis vd. 2001). Kardeş kuş gruplarındaki tür çeşitliliği karşılaştırmaları, eşeysel seçilimin çeşitliliği arttırdığını işaret etmektedir (Şekil 16.9). Eş bağı oluşturmayan çiftleşme sistemlerine sahip kuş gruplarında görülen çeşitlilik, eş bağı oluşturan ve erkeklerin çiftleşme başarısındaki değişkenliğin daha düşük olduğu, daha zayıf eşeysel seçilimin görüldüğü, kardeş dallardaki çeşitlilikten daha yüksektir (Mitra vd. 1996). Tanım gereği kardeş dallar aynı yaşta olduklarından, aralarında görülen bir çeşitlilik farkı, eşeysel seçilimin kuvvetli olduğu dalda daha yüksek bir türleşme hızının (ya da daha düşük bir yokolma hızının) olduğuna işaret eder. Türlerin ve alttürlerin çeşitliliği de aynı şekilde eşeysel seçilime uğrayarak evrimleşen tüy süslemeleriyle taçlar ve uzamış kuyruk tüyleri gibi korelasyon gösterir (Moller ve Cuervo 1998).

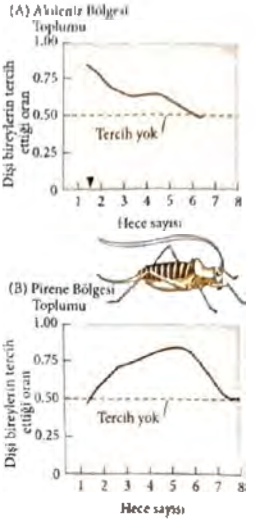
Eşeysel seçilen özellikler, çoğunlukla üreme engeli oluştururlar. Örneğin, túngara kurbağasında (*Physalaemus pustulosus*) erkeklerin ötüşleri, dişilerin tercihleri-



Şekil 16.9 Şekildeki A ve B grubunda yer alan türler, aynı kökenden gelen belirli kardeş dalı, C ve D grubunda yer alan türler de başka bir kardeş dalı oluştururlar. Ayrıca, A ve C grubu türlerin üreme sistemi, karışık çiftleşme B ve D grubu türlerinki ise eş bağı oluşturma şeklindedir. Aynı kökenden gelip de karışık çiftleşenler grubunda yer alanların (A, C) toplam tür sayısı, eş bağı kuran grupta yer alanların (B, D) toplam tür sayısına göre çok daha fazladır. Karışık çiftleşme yapan grupta daha güçlü bir eşeysel seçilim olduğu düşünülmektedir. (A) Küçük cennet kuşunun bir erkek bireyi (*Paradisaea minor*); (B) Manukodun (*Manucodia comrii*) bir erkek bireyi; (C) Bir erkek sinek kuşu (*Trochilus polytmus*); (D) Yaygın kırlangıç (*Apus apus*). (A, © Tony Tilford/ photolibrary.com; B, © W. Peckover, VIREO; C, ©Robert Tyrrell/OSF/photolibrary.com; D, © National Trust Photolibrary /Alamy Images).

ne göre eşeysel seçilir (bkz. Bölüm 14). Bu türün dişileri, başka türlerinkine göre, kendi türünün erkeklerinin ötüşünü tercih eder, bu ötüş farklılıklarının üreme engeli işlevi gördüğünü gösterir (Ryan ve Rand 1993). Aynı şekilde, birbirine yakın akraba olan bazı Afrika göl siklid balıklarında erkek bireylerin renk desenleri, türler arasında üreme engeli oluşmasını sağlar ve tür içi eşeysel seçilime uğrar (McKaye vd. 1984; Seehausen vd. 1999). Bu siklidlerde eşeysel seçilim muhtemelen olağanüstü yüksek türleşme hızını destekler.

Michale Ritchie (2000), toplum içi eşeysel seçilimin üreme yalıtımı ile sonuçlanabileceğini çalı çekirgelerinde (*Ephippiger ephippiger*) göstermiştir. Bu türün Akdeniz toplumlarının erkek bireylerinin çağrısı tek heceden oluşurken, Pirene toplumlarının erkekleri çok heceli şarkılar söyler. Ritchie, bu grupların dişilerine, farklı sayıda heceden oluşan çağrıların kayıtlarını dinleterek, dişilerin hangi hoparlörlere yaklaştığını gözlemiştir. Akdeniz dişilerinin az heceli çağrıları tercih ettiği görülmüş, bu da tek heceli şarkılar için yönlü seçilim olduğunu göstermiştir (Şekil 16.10). Tam tersine, Pirene dişilerinin en çok, beş heceli çağrıları tercih ettikleri görülmüştür, ki bu sayı Pirene toplumundaki erkeklerin çoğunluğunun ulaşamayacağı kadar yüksektir. Neden Pirene erkekleri dişilerin tercihiyle örtüşmüyor? Muhtemelen dişi bireyler, kaçak eşeysel seçilim modelinin öne sürdüğü gibi, erkeklerin uyarmasına direnç gösterecek şekilde evrimleşmişlerdir (Holland ve Rice 1998; bkz. Bölüm 14).



Şekil 16.10 Çalı çekirgesinde (*Ephippiger ephippiger*) erkek bireylerin ses şekline bağlı olarak işleyen, ayırıcı-eşeysel-seçilim. Grafikte dişilerin, farklı heceler içeren erkek seslerini ne oranda tercih ettikleri gösterilmektedir. Siyah üçgen, her bir bölgeye ait erkek bireylerin çıkardığı sesteki ortalama hece sayısını göstermektedir. Akdeniz toplumundaki (A) dişiler, tek heceli ses çıkaran erkeklere doğru; Pirene toplumundaki (B) dişiler ise çok heceli ses çıkaran erkeklere doğru bir yönlendirici seçilime neden olmaktadır. Eşeysel seçilimdeki bu tip farklılıklar, en sonunda üreme yalıtımına yol açabilir (Ritchie 2000).

Üreme yalıtımının güçlenmesi

Buraya kadar anlattıklarımızda, üreme yalıtımının, doğal seçilimden kaynaklanan genetik farklılaşma sonucunda bir *yan ürün* olarak ortaya çıkabildiğini gördük. Ancak birçok kişi, üreme yalıtımının kısmen de olsa, *zayıf ve uyumsuz melez bireylerin oluşmasını engelleyen bir uyarlanma* sonucunda evrimleştiğini ileri sürmüştür. Bu görüşün önde gelen temsilcisi olan Theodosius Dobzhansky, konuyla ilgili hipotezi şöyle açıklar:

> Henüz yeni ortaya çıkmış A ve B türlerinin, belirli bir bölgede temas halinde olduğunu varsayalım. Bu türlerin birinde ya da her ikisinde, taşıyıcı bireylerin öteki türle çiftleşebilme olasılığını azaltan mutasyonlar ortaya çıkar. A türünün mutasyona uğramamış bireyleri B türünün bireyleri ile çiftleşince ortaya çıkan bireyler, her bir türün "saf" bireylerine göre uyumsal olarak yetersizdir. Mutant bireyler ise yalnızca (ya da çoğunlukla) kendi türünden bireylerle çiftleşeceklerinden, yavruları mutant olmayanlarınkine göre uyumsal olarak üstündür. Bunun sonucunda, doğal seçilim, mutant özelliği gösteren bireyleri kayıracak ve onların yayılıp yerleşmesini sağlayacaktır (Dobzhansky 1951, 208).

Dobzhansky "yalıtım mekanizmaları" deyimini, gerçekten yalıtım sağlayan mekanizmalar olduğuna inandığı, üreme engellerini belirtmek üzere ortaya atmıştır. Öte yandan Ernst Mayr (1963) ve başkaları, doğal seçilimin üreme yalıtımı oluşumunu hızlandırabileceğini, fakat üreme engellerinin çoğunlukla ayrı yurtlu farklılaşmanın yan ürünü olarak ortaya çıktığını ileri sürerler. Mayr bu konuda farklı kanıtlar sunmuştur: eşeysel yalıtım tamamen ayrı yurtlu formlar arasında görülür; binlerce yıldır var olduğu düşünülen melez bölgelerinde evrimleşmemiştir; türler arasında eşeysel yalıtımı hızlandıran özellikler, çoğunlukla bu türlerin ayrı yurtlu yayılış gösterdikleri ve melezleşme "tehlikesiyle" karşı karşıya kaldıkları bölgelerle sınırlı değildir. Bugün doğal seçilimin, melezleşen toplumlarda zigot öncesi üreme yalıtımını arttırabildiği genel olarak kabul edilir, ancak bu sürecin türleşmede ne sıklıkla etkin olduğu bilinmemektedir (Howard 1993; Noor 1999; Turelli vd. 2001).

Canlıların çoğunda doğal seçilim, melezlenen toplumlar arasında *zigot sonrası* yalıtımı güçlendiremez, çünkü bunun olabilmesi için doğurganlığı veya yaşarlılığı azaltacak alellerin sıklığının artması gerekir bu doğal seçilimin anlamına tamamen ters düşer! (olası istisnalar için bkz. Grant 1966 ve Coyne 1974). Zigot sonrası yalıtım, birbirinden ayrı toplumlarda, melezlerde bir araya geldiklerinde doğurganlığı ve yaşarlılığı azaltan farklı lokuslardaki alellerin sabitlenmesi ile ortaya çıkar. Melez toplumu *içinde*, uyum başarısını *arttıran* mutasyonların sıklığının artmasını bekleriz. Böyle bir artış zigot öncesi yalıtımı destekleyen genlerin üstünlüğünü azaltacak, bu da toplumların birleşmesiyle sonuçlanabilecektir. Örneğin,

İngiltere'deki soreks (*Sorex araneus*) toplumları, heterozigotların doğurganlığını düşüren karmaşık kromozom düzenlemelerinde farklılıklar gösterir. Ancak, toplumların temas halinde olduğu bölgelerde, karmaşık kromozom düzenlemelerinin yerini melez doğurganlığını az etkileyen basit kromozom düzenlemeleri alır (Searle 1993).

Dobzhansky'nin ön gördüğü zigot öncesi üreme engelleri gelişimine, çoğu kez üreme yalıtımının **güçlenmesi** adı verilir ve **özellik yer değişiminin** nedeni olarak bilinir ve iki taksonun özellikleri aynı yurtlu oldukları yerlerde, ayrı yurtlu oldukları yerlerdekine göre daha farklıdır (Brown ve Wilson 1956)*.

Kuramsal modellere göre, üreme yalıtımının güçlenmesi bazı etkenlerle azaltılıp, bazılarıyla arttırılabilir. Basit bir model bu etkenlerden bazılarını gösterecektir (Felsenstein 1981; Sanderson 1989). A_1 ve A_2 alellerinin bir türün 1. ve 2. toplumlarında (yarıtür) sabitlenmiş olduğunu ve A_1A_2 genotipinde F_1 melezlerinin düşük doğurganlık nedeniyle yetersiz olduğunu düşünelim. Başka bir B lokusunun ÇEŞİDİNE UYGUN ÇİFTLEŞME'yi, B_1 taşıyan bireyler B_1 taşıyan bireyleri, B_2 taşıyan bireyler B_2 taşıyan bireyleri tercih edecek şekilde, kontrol ettiğini düşünelim (B_2 aleli, çiftleşme mevsimini ya da çiftlerin birbirini tanımasını sağlayan bir fenotipik özelliği değiştirebilir). Başlangıçta B_1 alelinin her iki toplumda sabit olduğunu ve çiftleşmenin rasgele olduğunu varsayalım. Soru mutasyonla ortaya çıkan B_2 alelinin sıklığının bir toplumda (diyelimki 2. toplumda) melez bölgesinde A_1 ve A_2 taşıyıcıları arasında kısmi eşeysel üreme yalıtım oluşmasına yol açarcak kadar artıp artmayacağıdır.

Eğer A_1A_2 'nin doğurganlığı sıfır (s = 1) ise, o zaman toplumlar arasında tam üreme yalıtımı var demektir. Eğer 2. toplumda B_2 mutasyonu ortaya çıkarsa A_2 aleli ile birlikte bulunacaktır. Bu durumda birbiriyle çiftleşen B_2 taşıyıcılarının doğurgan A_2A_2 yavruları olurken, A_2B_1 kombinasyonunu taşıyanlar, çoğunlukla A_1B_1 taşıyanlarla çiftleşerek kısır yavrular oluşturacaklardır. Bu durumda B_2 alelinin ortalama uyum başarısı B_1 alelininkinden yüksek olacak, 2. toplumda B_2'nin sıklığı artacaktır ve Dobzhansky'nin önerdiği gibi, kısmi zigot öncesi üreme yalıtımı evrimleşecektir.

B_2 mutasyonunun, uyum başarısına başka bir etkisi olmadığını varsaydık. B_2 alelinin zararlı pleitropik etkileri, ya da melez bölgesi dışında seçilim B_2 aleyhinde olabilir. Bu durumda, B_2 alelinin sıklığı melez bölgesi ve bitişiğinde artarken diğer yerlerde azalacaktır. Bu nedenle melez bölgesinde tam zigot öncesi üreme engeli oluşması olasılığı çok zayıftır.

Bu modelde B_2 aleli, A_2 aleli ile birlikte bulunduğu için sıklığını artırıp toplumlar arasında kısmi zigot öncesi üreme engeli oluşturarak A_1A_2 yavrularının ortaya çıkma sıklığını azaltabilir. Şimdi de F_1 melezlerinin (A_1A_2) kısmen doğurgan olduklarını ve atasal genotipler A_1A_1 ve A_2A_2 ile çiftleşerek rekombinant yavrular meydana getirebildiklerini düşünelim. Yeniden birleşmeden dolayı B_2 ile A_2 birlikteliği bozulacaktır. A_1B_2 taşıyıcıları, 2. toplumdaki A_2B_2 bireyleri ile de çiftleşerek doğurganlığı düşük A_1A_2 bireyleri oluşacaktır ve başlangıçtaki faydası A_1A_2 yavrusu oluşumunu engellemek olan B_2'nin üstünlüğü azalacaktır. Özellikle gen akışı veya pleitropik zarar B_2'nin sıklığını ters etkilerse, B_2'nin sıklığı artmayabilir,. Yani melezlerin uyum başarısını azaltan ve çiftleşmede seçiciliği kontrol eden lokuslar arasında yeniden birleşme zigot öncesi üreme yalıtımının güçlenmesini engelleyen kuvvetli bir etkendir. (Yeniden birleşme, aynı yurtlu türleşme bölümünde göreceğimiz gibi, çiftleşmede seçiciliğin aynı yurtlu evrimleşmesini de engeller).

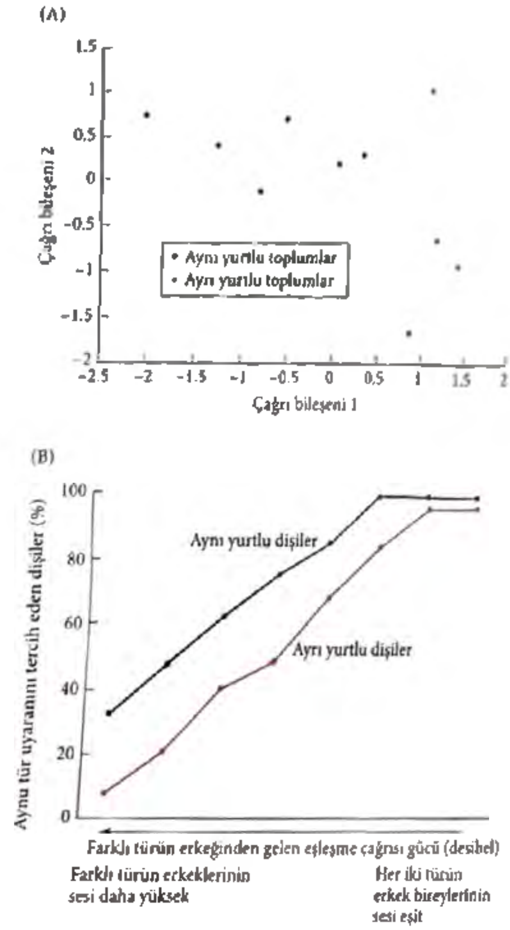
Öte yandan, farklı varsayımlara dayanan modeller, bazı koşullarda üreme yalıtımının güçlenebileceğini göstermişlerdir (Liou ve Price 1994; Kirkpatrick ve Servedio 1999; Cain vd. 1999). Örneğin, çeşidine uygun çiftleşmeyi kontrol eden

---

* Butlin (1989) ve onu izleyen bazı yazarlar, *üremeyle ilgili özellik yer değişimi*'ni şu anlamda kullanırlar: Tam olarak türleşmiş gruplar (yani, aralarında gerçekten gen akışı olmayan toplumlar) arasında etkili zigot öncesi üreme engellerinin evrimleşmesi süreci. Bu gruplar zigot sonrası üreme engelleri (örn., tam melez verimsizliği) ile tam olarak yalıtılmış olabilirler. Ya da doğal seçilim, farklı gruplara ait bireyler arasında çiftleşmeyi daha çok engelleyen ya da oldukça farklı kur davranışlarına yol açan özelliklerin ortaya çıkmasını (örn., yavru üretmeyle sonuçlanmayan ve zaman kaybına yol açan kur davranışlarının ortadan kalkmasını) sağlayabilir. Butlin, *güçlendirme sözcüğünü*, "çok düşük başarıma sahip melezler oluşturarak hala gen alışverişi yapabilen gruplar arasında daha güçlü üreme engellerinin evrimi" şeklinde tanımlar. Bu kitapta "güçlendirme" sözcüğü geleneksel anlamında kullanılmıştır (Howard 1993).

bir lokus (B) yerine, dişi bireyin çiftleşme tercihini kontrol eden bir lokus (P) ile iki yarı tür arasında farklılık gösteren ve erkek fenotipini kontrol eden bir lokus (T) olsun. İki toplumdaki farklı çiftleşme tercihi alelleri (P_1, P_2) üzerindeki ayırıcı eşeysel seçilim melezlerin düşük uyum başarısı aracılığıyla güçlendirilebilir. Bu modelde eşeysel seçilim P ile T lokusları arasında birliktelik (bağlantı dengesizliği) oluşturduğu (bkz. Bölüm 15) ve T_1 ile T_2 alellerinin sıklıklarının iki toplumda yeterince farklı olduğu varsayıldığından, melezlerin uyum başarısını düşüren genler ile çiftleşmede etkili genlerin birlikteliği, yeniden birleşmeyle, önceki modeldeki gibi, kolay bozulmayacaktır.

Üreme yalıtımının zigot öncesinde güçlenmesi oldukça sık görülmektedir (Howard 1993; Noor 1999). *Dorosophila persimilis*'in coğrafi yayılımı, *D. Pseudoobscura*'nın daha geniş yayılım alanının içinde kalır ve bu türler doğal koşullarda ara sıra melezleşip kısır erkekler ve doğurgan dişiler oluşturur. İki aynı yurtlu *D. pseudoobscura* toplumundan dişilerle *D. persimilis* erkeklerinin çiftleşme sıklığı, üç ayrı yurtlu toplumdan alınan, daha fazla ayrışmış, dişilerinkinden düşük bulunmuştur (Noor 1995). Yeşil ağaç kurbağaları (*Hyla cinera*) ve havlayan ağaç kurbağaları (*H. gratiosa*), birlikte bulundukları bölgelerde ara sıra melezlenirler ve melezler doğurgan olmalarına karşın, çiftleşme ve yaşama başarıları düşüktür. *H. cinerea* ile *H. gratiosa* erkeklerinin çiftleşme ötüşü arasındaki fark iki türün birlikte bulundukları gölcüklerde, ayrı yurtlu oldukları gölcüklerdekine göre daha fazladır (Şekil 16.11A) ve aynı yurtlu *H. cinerea* dişileri, her iki türün erkeklerinin ötüş kayıtları dinletildiğinde, aynı türden erkeklerin çiftleşme ötüşlerini tercih ederler (Şekil 16.11B).



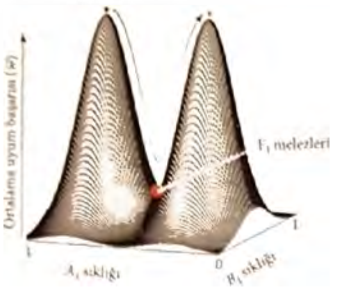
Şekil 16.11 Yeşil renkli ağaç kurbağasında (*Hyla cinerea*) üreme yalıtımının güçlendirilmesini gösteren bir kanıt. (A) Diğer bir tür (*H gratiosa*) ile aynı yurtlu yaşayan *H cinerea* erkek kurbağalarının ötüşü ile ayrı yurtlu yaşayanlarının ötüşü arasında -özellikle "bileşen 1" bakımından- farklılıklar vardır. Her bir ötüş sesi bileşeni, birkaç ötüş özelliğinin istatistiksel bir bileşimi olarak belirlenmektedir. (B) Her iki türe ait erkeklerin ötüş sesi kayıtları, dişi *H cinerea* bireylerine dinlettirilmiştir. Aynı yurtlu toplumlardan getirilen dişiler, ayrı yurtlu toplumlardan getirilen dişilere göre, kendi türünün erkeklerinin sesini daha çok tercih etmişlerdir. Gösterilen tepki dereceleri arasındaki fark, farklı türün kayıt sesi aynı türün kayıt sesine göre yükseldikçe artmaktadır (Höbel ve Gerhardt 2001).

Çevre yurtlu türleşme

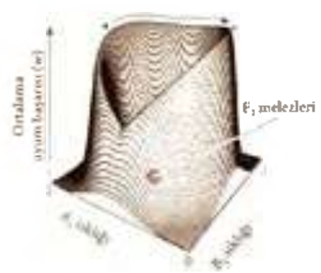
HİPOTEZ. Ernest Mayr'ın en etkili ve aynı zamanda en tartışmalı hipotezlerinden biri, daha sonra *çevre yurtlu türleşme* (1982b) adını verdiği, **kurucu toplum türleşmesidir** (Mayr 1954). Bu hipotezi, olası bir "ana" türün yayılım gösterdiği bölgelerin yakınındaki yalıtılmış çevrelerde, sınırlı yayılıma sahip pek çok kuş ve diğer hayvan toplumunun, neredeyse ayrı bir tür ya da cins olarak sınıflandırılabilecek kadar farklılaşmış olmasına dayandırmıştır. Örneğin, küçük bir kertenkele, *Uta stansburiana* Kuzey Amerika'nın batı bölgelerindeki yayılım alanlarında düşük coğrafi çeşitlilik gösterirken, Kaliforniya Körfezi'nin farklı adalarında bulunan toplumları vücut büyüklüğü, pullanma, renk ve ekolojik davranış açısından o kadar çeşitlidir ki, bazıları farklı türler olarak sınıflandırılmıştır (Soulé 1966).

Mayr az sayıda birey tarafından kurulan toplumlardaki genetik değişimin çok hızlı olabileceğini ve türün geri kalanı ile arasındaki gen alışverişinin tamamen kesilebileceğini öne sürmüştür. Az sayıdaki kurucu bireyin ana toplumda bulunan alellerin sadece bir kısmını, farklı sıklıklarda taşıyacağını (genetik sürüklenme) düşünen Mayr, bazı lokuslardaki alel sıklığının ana toplumdakinden farklı olacağını çıkarsamıştır (Başlangıçta görülen bu alel sıklığı değişimine KURUCU ETKİSİ adını vermiştir; bkz. Bölüm 10). *Genler arasındaki epistatik etkileşimler uyum başarısını etkilediği için, bazı lokusların alel sıklığındaki ilk değişimler, etkileşim halinde bulunan diğer lokusların genotiplerinin seçilimini etkiler.* Bunun sonucunda seçilim bu lokusların alel sıklıklarını değiştirecek, bu da etkileşim halindeki başka lokusların seçiliminde değişikliklere yol açacaktır. Çığ gibi büyüyen bu genetik değişimler, üreme yalıtımının ortaya çıkmasına neden olabilir. Mayr'ın (1954) belirttiği gibi, bu hipoteze göre evrimleşme o kadar sınırlı bir alanda ve hızlı olmaktadır ki, bu türlerin taşıl kayıtlarında yer alma olasılığı çok azdır. Eğer bu yeni tür, yayılımını genişletmişse, taşıl kaydında birden ortaya çıkacak ve geçirdiği fenotipik değişimleri kanıtlayacak ara formlar bu-

(A) Bir uyumsal vadiden karşı yamaca doğru doruk değişmesi olayı



(B) Uyumsal sırt boyunca genetik sürüklenme



Şekil 16.12 Çevreyurtlu türleşmenin nasıl olabileceğini gösteren iki uyumsal yerbetim (uyumsal topografi). Üç boyutlu uyumsal yerbetimde görülen yükselti ekseni, toplumun ortalama uyum başarısını ($\bar{w}$) temsil etmektedir. Modeldeki ortalama başarım, A ve B lokuslarındaki alellerin sıklıklarının bir fonksiyonu olarak belirlenir. (A) Doruk değişmesinde: bir toplum belirli bir uyumsal doruktayken yamaçtan aşağı, vadiye (daha az uyum başarısına) doğru inmekte, sonra da karşı yamaçtan yukarı doğru başka bir doruğa yükselerek evrimleşmektedir. Bu iki doruktaki toplumların çaprazlanmasıyla oluşan F_1 melezleri aradaki vadide (yani, daha düşük uyum başarısında) yer alırlar. Bu durum, doruktaki iki toplum arasında üreme yalıtımı oluşmasına yol açar. (B) Uyumsal yerbetimde bir uyumsal sırt boyunca devam eden genetik kayma. Bu modelde, sırtın başlangıç ve bitiminde ve sırt boyunca yer alan toplumlar aynı uyum başarısına sahiptir. Bu toplumların çaprazlanmasıyla ortaya çıkan F_1 melezleri kraterin içinde yer alırlar (Gavrilets ve Hastings 1996).

lunamayacaktır. Bu hipotez, türler ve cinsler arasındaki taşıllaşmış geçiş formlarına neden bu kadar ender rastlandığını açıklamada yardımcı olabilir. Mayr bu hipoteziyle, daha sonra Eldredge ve Gould (1972) tarafından geliştirilen KESİNTİLİ DENGE görüşünü öncülleyerek, kuramsal altyapısını sağlamıştır (bkz. Bölüm 4 ve 21).

Toplum büyüklüğündeki dalgalanmaların genetik yeniden yapılanışa ivme kazandırdığını savunan Hampton Carson (1975) ve kurucu etkisinin yalnızca birkaç lokustaki etkili alellerin sıklığında değişikliklere yol açarak, kur davranışları gibi az sayıda özelliği etkileyebileceğini vurgulayan Alan Templeton (1980) benzer hipotezler sunmuşlardır. Daha sonra seçilim, çokgenli değiştirici lokusları etkileyerek, özelliklerin birlikte uyarlanmış yeni bir şeklini ortaya çıkarabilir.

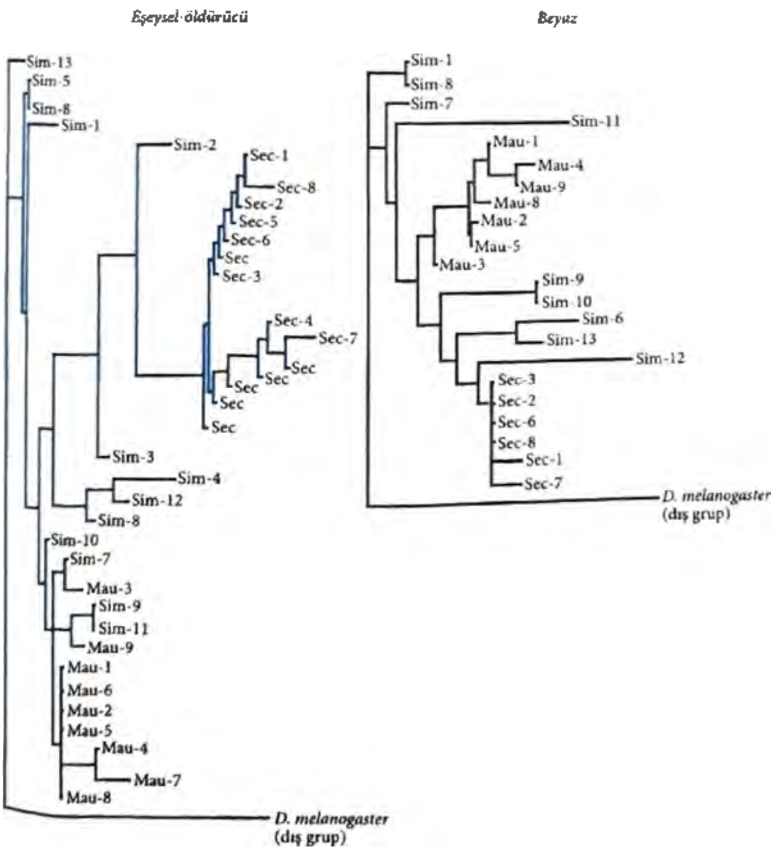
Bu hipotezler yorumlanırken genelde uyumsal toporafi benzetmesinden yararlanılır (bkz. Şekil 12.20). Buna göre koloni iki "uyarlanma doruğu", yani aralarında daha az uyumlu bir genetik yapı ("uyumsal vadi") bulunan iki uyumsal yapı, arasında yer değiştirir (Şekil 16.12A). Değişim, yeni kurulmuş bir toplumda genetik sürüklenmenin, alel sıklıklarını bir uyumsal doruğun yakınlarından öteki uyumsal doruğun yamaçlarına doğru kaydırmasıyla başlar. Bu aşama, doğal seçilim tarafından gerçekleştirilemez çünkü seçilim ortalama uyum başarısını azaltamaz. Ancak seçilim, alel sıklıklarının vadi tabanından yukarı yeni doruğa doğru çıkmasını sağlar. Doruk değişiminin en basit şekli, ayrı alelliler her iki ayrı alelliden de daha düşük uyum başarısına sahip olduğunda, bir alelin (ya da kromozomun) ötekinin yerine geçmesidir. Mayr, Carson ve Templeton, uyumsal doruklar arasında daha karmaşık değişimler gerektiren, "birlikte uyarlanmış" farklı gen kombinasyonları ($A_1A_1B_1B_1$ ve $A_2A_2B_2B_2$ gibi) öngörmüşlerdir.

KURAMSAL DEĞERLENDİRMELER. Kuramsal toplum genetikçilerinin birçoğu, doruk değişimiyle türleşmeyi olası bulmaz (Charlesworth ve Rouhani 1988; Turelli vd. 2001). Onlara göre, üreme yalıtımı, ayrı alelli melezlerin düşük uyum başarısından, derin bir uyumsal vadiden, kaynaklanır. Uyumsal vadi çok derin ise (örn. ayrı alellilere karşı güçlü seçilim varsa), kurucu toplum çok küçük olmadıkça, genetik sürüklenmenin alel sıklıklarını vadiden geçirip, bir doruktan ötekine taşıması olası değildir. Ancak öbür taraftan toplum küçük olduğunda genetik çeşitliliğin, evrimsel değişimler sağlayabilecek nadir aleller dahil, kaybolması olasıdır. Dolayısıyla, uyumsal vadi doruk değişimini mümkün kılacak kadar sığ ise, toplumlar arasında hafif üreme yalıtımı olacaktır, eğer seçilim kuvvetli ve vadi derinse, toplumlar kuvvetli yalıtılmış olacak ama yeni genetik yapıya geçiş pek mümkün olmayacaktır.

Başka modeller, doruk değişiminin farklı varsayımlar altında daha olası olduğunu göstermektedirler (Price vd. 1993; Wagner vd. 1994; Gavrilets 2004). Örneğin, küçük bir toplum genetik sürüklenmeyle bir "uyumsal sırt" boyunca, bir uyumsal vadinin karşısına geçebilir (Şekil 16.12B). İki toplum arasındaki melezlerin, iki toplumun ortalama uyum başarısıda düşmese bile, uyum başarıları düşüktür (bkz. Şekil 16.6). Çok sayıda lokus epistatik etkileşim içinde olduğunda, uyumsal toporafide aralarında düşük vadiler ya da "çukurlar" bulunan, çok sayıda yüksek uyum başarısı "sırt"ı bulunabilir ve genetik sürüklenme yoluyla toplumlar arasında üreme yalıtımının evrimleşmesi oldukça olasıdır (Gavrilets 2004).

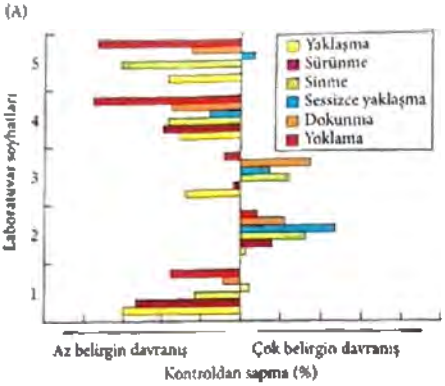
DOĞAL TOPLUMLARDAN KANITLAR. Mayr'ın belirttiği gibi birçok tür, geniş yayılım gösteren ana türlerden "tomurcuklanır". Bu konudaki en iyi kanıtlar, geniş yayılım gösteren bir türün değişik coğrafi toplumlarından elde edilen DNA dizileri ile daha dar ve çevresel yayılışa sahip yakın türden elde edilen DNA dizilerinin gen soy ağacı ilişkileridirr. Çoğu zaman, dar yayılıma sahip tür ile yaygın türün belirli bazı toplumları arasında, yaygın türün toplumları arasındaki yakınlığa göre daha fazla yakınlık olduğu görülür (Avise 1994). *Greya piperella* ve *Greya mitellae* güvelerinin mitokondri DNA'larından yapılan soy ağacı çalışmaları buna güzel bir örnektir (bkz. Şekil 15.4).

Çevresel toplumların yaşadığı çevre koşulları, merkezi toplumlarınkinden hem iklim gibi cansız etkenler hem de yaşam birliğindeki tür kompozisyonu bakımından çoğu kez önemli farklılıklar gösterir. Bu nedenle çevresel toplumlar, kurucu etkisiyle değil, doğal seçilim yoluyla merkezi toplumlardan farklılaşabilir. Yeni bir türü oluşturan toplumun, sadece çevresel değil, aynı zamanda küçük bir toplum olduğu hipotezini, destekleyecek bir kanıt, atasal türde görülen genetik değişkenliğin büyük bir bölümünün, yeni türde kaybolmuş olmasının belirlenmesidir. Bu konuda bir örnek, Afrika'nın doğusundaki Hint Okyanusu'nda bulunan küçük adalar grubu olan Seyşel Adaları ile sınırlı bir yayılış gösteren *Drosophila sechellia* türüdür (Kliman vd. 2000). Bu tür yine Hint Okyanusu'ndaki Mauritus adasında bulunan *D. mauritiana* ve Afrika'nın yerli türü olan ve insan tarafından gemilerle kazara değişik bölgelere taşınıp kozmopolit bir tür haline gelen *D. simulans* ile yakın akrabadır. Birçok lokus çalışılarak belirlenen gen soy ağacında, *D. sechelia*, *D. simulans*'ın içinde yer almıştır. Bu sonuç *D. sechelia*'nın Afrika'dan kolonizasyonla ortaya çıkmış olduğunu destekler niteliktedir (Şekil 16.13). Ayrıca, *D. sechelia*'nın DNA dizisi çeşitliliği, hem *D. mauritiana*'nın hem de *D. simulans*'ın DNA dizisinde görülen çeşitlilikten çok daha azdır. Bu durum, *D. sechelia*'nın etkin toplum büyüklüğünün, diğer türlerinkinden çok daha düşük olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte *D. sechelia* ile diğerleri arasındaki üreme yalıtımının evrimleşmesinde düşük toplum büyüklüğünün etkili olup olmadığı bilinmemektedir. *Drosophila sechelia* örneği oldukça ilginçtir çünkü kardeş türlerde yapılan genetik çeşitlilik çalışmalarının çoğu darboğazla ilgili herhangi bir işaret vermemiştir.



Şekil 16.13 *D. mauritiana* (Mau) ve *D. sechelia* (Sec) türleri Hint Okyanusu'ndaki farklı adalarda endemik olup, yerel bir yayılış gösterirler. İki lokus (*Sex-lethal* and white) üzerinde yapılan gen ağacı çalışmaları, her bir yerel türün, Afrika'nın yerli ve yaygın bir türü olan *D. simulans* türünden ayrılan küçük toplumlardan türeyip evrimleştiğini göstermektedir. Numaralanmış olan her bir "dalcık", farklı bir haplotipi temsil etmektedir. Yaygın tür *D. simulans*'la (Sim) ortak atalarından sonra, ada türlerinin küçük toplumları hızla birleşmişler; böylece her iki lokus için, Mau ve Sec dizileri Sim gen ağacı içinde yer almıştır. Büyük bir olasılıkla *simulans*-benzeri atalar, her bir adada ilk kolonileri oluşturmuşlar ve zamanla yeni türlere evrimleşmişlerdir (Kliman vd 2000).

(A)



(B)



Şekil 16.14 Laboratuvar toplumlarında çevreyurtlu türleşme hipotezinin sınanması. (A) Karasineklerin (*Musca domestica*) darboğazdan geçirilmiş toplumları arasında kur-davranışları. Denemede beş farklı deneysel soyhattı alınmış (dikey ölçekte); bunların oluşturduğu toplumların her biri, her seferinde 1, 4, ve 6 çift kalacak şekilde birkaç kez azaltılıp tekrar çoğalmaya bırakılmıştır. Başarılı bir çiftleşme ile sonuçlanan kur-davranış öğeleri, yatay ölçekte (büyük bir toplumda, yani kontrol toplumunda görülen değerlerden sapma olarak) yüzde ile görülmektedir. Bu veriler, genetik sürüklenmenin; erkeklerde kur-davranış öğelerini, dişilerde de bu davranışlara olan tepkileri, başarılı çiftleşme olasılığını arttırıcı veya azaltıcı yönde değiştirdiğini göstermektedir. (B) *Drosophila melanogaster*'de, eşleşmede-seçicilik gelişip gelişmediğini sınamak için, darboğazdan geçirilmiş 50 adet laboratuvar toplumu üzerinde yapılan deneme sonuçları. Denemeye alınan bireylere; kendi toplumundan gelen karşıt eşeyli bireyler ile (Pozitif çeşidine uygun çiftleşme), ana (köken) toplumdan gelen karşıt eşeyli bireyler (Negatif çeşidine uygun çiftleşme) arasından -aynı koşullarda- eş seçme şansı verilmiştir. Denemede, pozitif yöndeki ve negatif yöndeki çeşidine uygun çiftleşme oranlarının birbirine eşit olduğu bulunmuştur. Çeşidine uygun çiftleşmede gözlenen ortalama değer sıfıra çok yakındır (A: Meffert ve Edwin Bryant 1991; B: Rundle vd. 1998).

DENEYSEL KANITLAR. Birçok araştırmacı, üreme yalıtımının evrimleşip evrimleşmediğini görmek için laboratuvar toplumlarını tekrarlı darboğazlardan geçirmiştir. (bkz. özetlenmiş bilgiler Rice ve Hoster 1993; Coyne ve Orr 2004). Bu deneylerden birinde Lisa Meffert ve Edwin Bryant (1991) karasinek toplumlarını (*Musca domestica*) birkaç darboğazdan geçirmişlerdir. Araştırmacılar, bazı kur davranışı öğelerinin sıklığı bakımından bazı toplumların farklılaşmış olduğunu ve bu toplumların küçük bir kısmında zayıf da olsa eşeysel yalıtım oluştuğunu görmüşlerdir (Şekil 16.14A). Buna göre genetik sürüklenme kur davranışını etkileyebilmekte ve eşeysel yalıtıma yol açabilmektedir. Diğer taraftan Howard Rundle (2003; Rundle vd. 1998) hem *Drosophila pseudoobscura*'nın hem de *D. melanogaster*'in 40'dan fazla deneysel toplumunu darboğazdan geçirmiş ve bu toplumların hiçbirinin, kaynak toplumla arasında eşeysel yalıtım gelişmediğini gözlemiştir (Şekil 16.14B). Buna dayanarak Rundle, kurucu etkisinin toplumların genetik yapısını üreme yalıtımı başlatacak kadar değiştiremeyeceği sonucuna varmıştır.

Kısaca, yaygın ve ağır evrimleşen ana toplumlardan, yerel toplumların ayrılıp farklılaşması genel bir türleşme şekli olarak kabul edilebilir. Şu ana kadar, bu farklılaşmanın sıklıkla, sadece doğal seçilimle değil, genetik sürüklenmenin başlattığı ve seçilimin tamamladığı doruk değişiklikleri ile de olduğu yönünde çok az kanıt bulunmaktadır.

Ayrı Yurtlu Türleşme Dışındaki Türleşme Şekilleri

Ayrı yurtlu, komşu yurtlu ve aynı yurtlu türleşme şekilleri farklılaşan, ve sonunda gen akışına karşı biyolojik engeller evrimleşen, gruplar arasındaki gen alışverişi bakımından en azdan en çoğa doğru bir süreklilik sergilerler. Ayrı yurtlu türleşmede bile toplumlar arasında bir miktar gen akışı olur ama akış hızı, genetik sürüklenmenin ya da doğal seçilimin farklılaştırıcı etkisinden yavaştır. Komşu yurtlu türleşme de benzer bir süreçtir, ancak gen akış hızı daha yüksek olduğundan, üreme yalıtımına neden olacak genetik farklılaşma oluşabilmesi için seçilimin daha kuvvetli olması gereklidir.

Daha önce gördüğümüz gibi, kardeş türlerin bugünkü yayılımları bakımından komşu yurtlu ya da aynı yurtlu olması, onların komşu yurtlu ya da aynı yurtlu olarak türleştiğini göstermez, çünkü yayılımlar zamanla değişir. Bugün aynı yurtlu pek çok tür, geçmişte ayrı yurtlu evrimleşmiş olabileceğinden, dağılımla ilgili veriler dikkatli bir şekilde değerlendirilmelidir (McCune ve Lovejoy 1998).

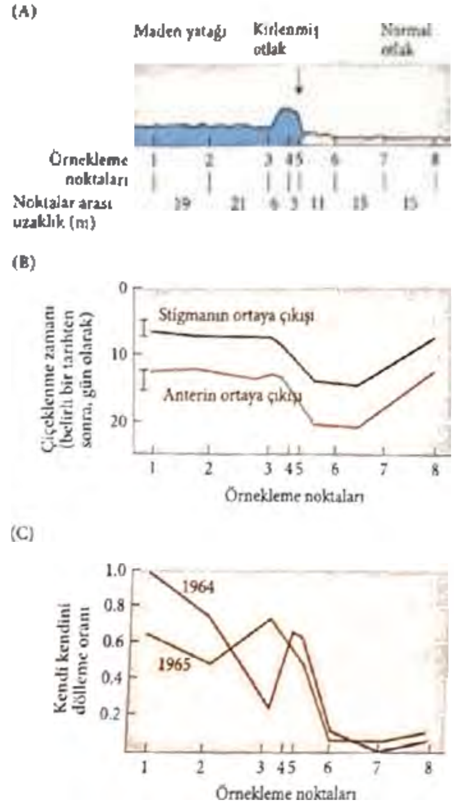
Komşu yurtlu türleşme

Komşu yurtlu türleşme, kuramsal olarak, farklı seçilim baskıları altındaki komşu toplumlar arasındaki gen akışı, gen kombinasyonları üzerindeki farklılaştırıcı seçi-

liminden zayıf ise ortaya çıkabilir (Endler 1977). Keskin ekolojik sınırlarla ayrılan farklı yaşam alanlarında işleyen güçlü seçilim, gen alışverişine karşı bir engel oluşturarak öteki tarafa geçen "yanlış" genotip ya da fenotiplerin, üremede başarısız olmasını sağlar. Sonuçta, aynı yörede çeşitli lokuslar bakımından dereceli coğrafi değişimler ortaya çıkarak, ikincil melez bölgesi gibi görünsede birincil melez bölgesi olan alanlar meydana getirir. (Endler 1977; Barton ve Hewitt 1985). Bu şekilde devam eden farklılaşma, sonunda tam üreme yalıtımı ile sonuçlanabilir.

Diğer bir olasılık, uzaklıkla yalıtılmış toplumlar arasında üreme uyuşmazlığının evrimleşmesidir. Bu toplumlar arasında ortaya çıkan özellikler yaygınlaşıp ana türdeki özelliklerin yerini alarak bu toplumların temas ettiği yerlerde gen alışverişini engeller. Russell Lande (1982), zigot öncesi yalıtım mekanizmalarının bu şekilde eşeysel yalıtıma bağlı olarak ortaya çıkabileceğini ileri sürmüştür.

Komşu yurtlu türleşme kuşkusuz olmaktadır ve belki yaygındır ancak gerçek durumlar için ayrı yurtlu türleşmeden daha iyi bir açıklama olduğunu göstermek zordur (Coyne ve Orr 2004). Üreme yalıtımının komşu yurtlu evrimleştiğini en iyi belgelyen çalışma yukarıdaki kuramlarla değil, yalıtımın seçilimiyle (yalıtımın güçlenmesi) ilgilidir. *Anthoxanthum odoratum*, son birkaç yüzyıl içinde, madenlerin çevresindeki topraklarda bulunan ağır metallere karşı tolerans geliştiren otlardan birisidir (bkz. Bölüm 13). Birkaç toplumu, güçlü dayanıklılık seçilimi altında, dayanıksız (kirlenmemiş topraklarda bulunan) komşu toplumlardan, sadece dayanıklılıklarında değil, çiçeklenme zamanlarında da, farklılaşmıştır; dahası kendi kendilerini daha sık dölledikleri için kendileriyle uyum geliştirmişlerdir (Şekil 16.15). Bu iki özellik, dayanıksız genotiplerden önemli ölçüde yalıtılmalarını sağlamıştır. Bu örnekte, tarihi veriler farklılaşmanın çok yakın bir zamanda olduğunu gösterir ve türlerin dağılımının açık olması, evrimleşmenin komşu yurtlu olduğunu açıkça göstermektedir.



Şekil 16.15 Bir ot türü olan *Anthoxanthum odoratum* türüne ait komşu yurtlu toplumlarda kısa mesafeler içinde eşeysel yalıtımın evrimleşmesi. (A) Örnekleme alanları ve aralarındaki uzaklıkları gösteren arazi kesiti. Mavi renkli alan, ağır metallerden kurşun ve çinko ile kirlenmiş alanları göstermektedir. (B) Arazi kesiti boyunca ilgili örnekleme noktalarından toplanan bitki tohumları bir ortak bahçe deneme alanında yetiştirilmişler ve çiçeklenme zamanları gözlenmiştir. (C) Başka bireylerden gelen polenlerle tozlaşmayı önlemek için, önceden torba içine alınan çiçeklerde tohum oluşma oranı (bu oranın yüksek olması, kendi-kendini dölleme yeteneğinin yüksek olduğunu göstermektedir). Hem çiçeklenme zamanında hem de kendi-kendini dölleme yeteneğinde görülen farklılıklar bu iki grup arasında gen akışının azalmasını sağlayan etkenler olabilir (McNeilly ve Antonovics 1968; Antonovics 1968).

Aynı yurtlu türleşme

TARTIŞMA. Aynı yurtlu türleşme, bir toplumun başlangıçta rasgele çiftleşen bireyleri arasında *uzayda yalıtım olmadan*, gen akışına karşı, gen akışının başlangıçta hızlı olmasına rağmen, biyolojik üreme engelleri oluşmasıdır. Herhangi bir aynı yurtlu türleşme modelinin üstesinden gelmesi gereken zorluk yeni oluşan türler arasında gen alışverişini sağlayan ara genotiplerin sıklığının nasıl azalacağıdır.

Varsayılan birçok durumun ikna edici olmadığını ve hipotezin birçok kuramsal zorluğun üstesinden gelmesi gerektiğini savunan, Ernest Mayr (1942, 1963) aynı yurtlu türleşme modelinin en güçlü ve etkili eleştiricilerinden birisi olmuştur. Ancak bazı özel durumlarda, bu kuramsal zorluklar o kadar ciddi değildir (Diehl ve Bush 1989; Dieckmann ve Doebeli 1999; bkz. Turelli vd. 2001).

AYNI YURTLU TÜRLEŞME MODELLERİ. Aynı yurtlu türleşme modellerinin çoğu aynı alelli genotiplerin iki kaynaktan (ya da iki mikro yaşam alanından) birisi ya da diğerinde yüksek uyum başarısı gösterdiğini, ara fenotiplerin (ayrı alelliler) ise düşük uyum başarısı gösterdiği, çeşitlendirici seçilimi (bkz. Bölüm 12) kabul eder. Kaynakların kullanımında ortaya çıkan farklılaşan uyarlanım, bir veya birkaç lokusa bağlı olabilir. Bu durumda doğal seçilim, bir ya da daha fazla lokustaki, çiftleşmenin rastgele olmasını engelleyerek uyum başarısı düşük heterozigotların sıklığını düşürecek, aleller lehine çalışacaktır. Böylece, yeni tür zamanla, hem çiftleşme davranışını hem de farklı ortamlara uyarlanmayı sağlayan birçok lokus bakımından farklılaşacaktır. Ancak buradaki sorun, Joseph Felsenstein'ın (1981) belirttiği gibi, yeniden birleşmenin, bu tip uyumsal genetik yapıları dağıtacak olmasıdır.

Otobur bir böcekte iki lokusu ele alalım: *A* (uyarlanma) ve *B* (davranış). A_1A_1 ve A_2A_2 genotipleri sırasıyla 1. ve 2. bitki türlerinde daha kolay hayatta kalırlar ve ayrı

allelli her iki bitkide de daha başarısızdır. Aynı şeklide B lokusunun çiftleşme tercihini kontrol ettiğini ve atasal B_1B_1 genotipinteki iki eşeyinde, başlangıçta nadir olan, B_2B_2 bireyleri yerine kendi aralarında çifleşmeyi tercih ettiğini varsayalım. Eğer B_2 ile A_2 alelleri bağlantılysa (bağlantı dengesizliği) B_2 alelinin toplumdaki sıklığı artacak ve kısmi çeşidine uygun çiftleşme (eşeysel yalıtım) evrimleşecektir, çünkü B_2 taşıyıcıları B_1 taşıyıcılarına göre, daha az uyum başarısı düşük A_1A_2 genotipli yavru üretecceklerdir. Ancak yeniden birleşme A_2 ve B_2 arasındaki bağlantıyı koparacak ve B_2'nin çoğalmasını sağlayan seçilim üstünlüğünü azaltacaktır. Böylece, yeniden birleşmenin melez bölgelerinde eşeysel yalıtımın güçlenmesini engellemesi gibi, aynı yurtlu evrim yoluyla çeşidine uygun çiftleşmenin ortaya çıkması, heterozigotlara karşı güçlü seçilim olmadıkça, olası değildir (Felsenstein 1981). Yukarıda açıklanan temel nedenden dolayı başka lokuslara ait başka alellerin neden çeşidine uygun çiftleşmeyi arttırması olası değildir.

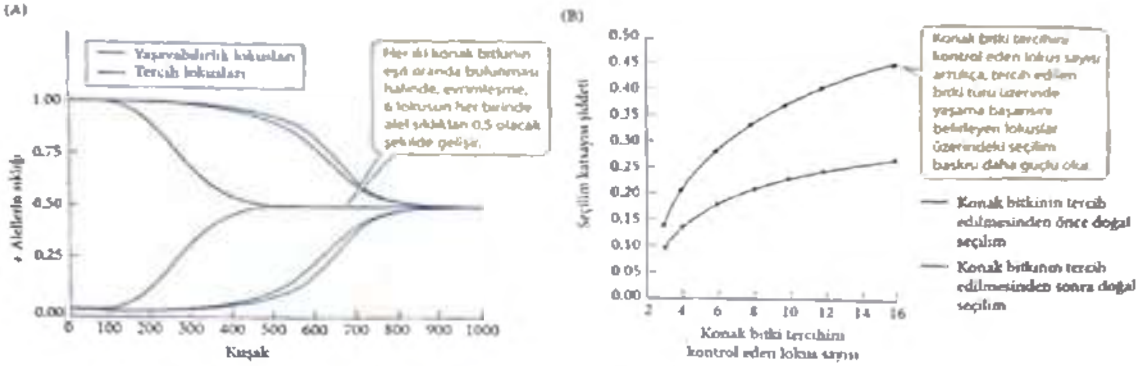
Birkaç değişik modelde aynı yurtlu türleşme daha olasıdır. A_1A_1 ve A_2A_2 böcek genotiplerinin farklı konak bitki türlerine uyum sağladığını ve B lokusunun böceğin konak bitki tercihini etkilediğini düşünelim. Böceklerin seçtikleri konak bitki üzerinde çiftleştiklerini varsayalım. Gerçek meyve sinekleri (Tephritidae) üzerindeki çalışmaları sonucunda Guy Bush'un (1969) ortaya koyduğu bu modelde olduğu gibi gerçekten bunu yapan birçok böcek türü vardır. Bu gibi böceklerde, konak tercihini (ya da gene olarak yaşam alanı tercihini) etkileyen bir genetik farklılık, eğer her iki eşeyi de etkiliyorsa, otomatik olarak çeşidine uygun çiftleşmeye neden olur. Böylece, ayrı yurtlu türleşme eşeysel yalıtımın değil ekolojik yalıtımın etkisiyle olur (bkz. Tablo 15.2).

Bu modelde B_1 taşıyıcıları 1. konağı, B_2 taşıyıcıları da 2. konağı tercih etmektedir. Bu durumda en uygun gen kombinasyonları $A_1A_1B_1B_1$ (1. konağa uyum sağlamış ve tercih ediyor) ve $A_2A_2B_2B_2$'dır (2. konağa uyum sağlamış ve tercih ediyor); diğer kombinasyonlara (örn. $A_2A_2B_1B_1$) sahip bireyler yavrularının yaşam başarılarının düşük olacağı konakları seçeceklerdir. Böylece doğal seçilim, ayırıcı gen kombinasyonlarının lehine işleyip, bağlantı dengesizliği oluşumunu destekleyeceğinden seçilim ve yeniden birleşme arasındaki karşıtlık bir önceki modeldekinden düşük olacaktır. James Fry (2003) gibi araştırmacıların yaptığı bilgisayar benzetimlerine göre, A_2 ve B_2 gibi yeni bir konağa uyum sağlamada ve tercih geliştirmede etkin alellerin sıklığı hızla artabilir (Şekil 16.16A). Gen akışı oldukça azalmıp ve toplum ekolojik olarak yalıtılmış ve iki farklı konakla ilişkili iki yeni türe ayrılabilir. Bununla birlikte, konak tercihi sürekli ve çok genli bir özellik ise, üreme yalıtımı sadece doğal seçilim çok güçlüyse evrimleşebilir (Şekil 16.16B). Kısmen benzerlik gösteren bazı modeller, sürekli dağılım gösteren kaynaklara (örneğin, av büyüklüğüne) uyum sağlayarak aynı yurtlu türleşmenin olabileceğini belirtiyorlar (Dieckman ve Doebeli 1999; Kondrashov ve Kondrashov 1999). Bazı araştırmacılar bu modellerin ne kadar gerçekçi olduğunu sorgulamıştır (Gavrilets 2004; Coyne ve Orr 2004).

AYNI YURTLU TÜRLEŞMEYE KANITLAR. Aynı yurtlu türleşmenin olduğu, şartları ayrı yurtlu türleşmeye göre kuramsal olarak daha kısıtlı olduğundan ve ayrı yurtlu türleşmenin çok miktarda kanıtının bulunmasından dolayı, birçok canlı grubunda varsayılmak yerine gösterilmelidir. Bununla birlikte, değişen ölçüde kanıtlarla desteklenen birçok olası örnek öne sürülmüştür.

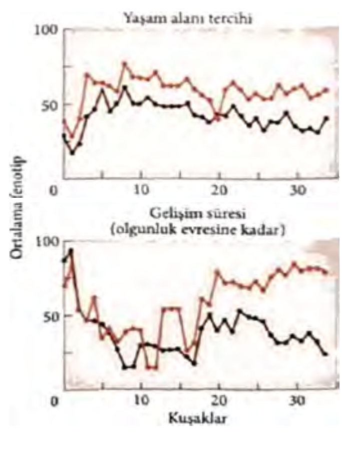
Drosophila'nın laboratuvar toplumlarına kuşaklar boyu çeşitlendirici seçilim uygulanmış ve ardından bu toplumlarda zigot öncesi üreme yalıtımı oluşup oluşmadığı sınanmıştır (Rice ve Hostert 1993). Çoğunda eşeysel yalıtım oluşmamıştır. İstisna olarak bazı deneylerde, çeşitlendirici seçilim uygulanmış özelliğin, korelasyon sonucu bir etkiyle otomatik olarak çeşidine uygun çiftleşmeye neden olması görülmektedir. Örneğin, bir deneyde, toplumlar yaşam alanı tercihi ve gelişim süresi bakımından çeşitlendirici seçilime tabi tutulmuşlardır. 30 nesilden daha kısa bir süre içinde, gelişim süresi bakımından güçlü, yaşam alanı tercihi bakımından zayıf bir şekilde yalıtılmış iki alt toplum ortaya çıkmıştır (Şekil 16.17).

Özelleşmiş otobur böceklerin "konak ırkların", aralarında kısmi üreme yalıtımı olan ve farklı konaklarla beslenen alttoplumlar, sıklıkla aynı yurtlu türleşme

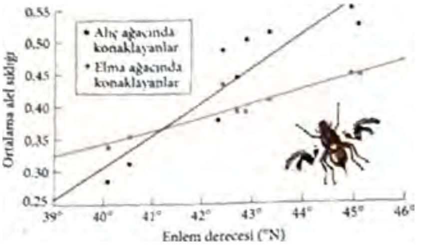


Şekil 16.16 Kendi konak bitkisi üzerinde çiftleşmeyi tercih eden bir böcek türünde aynı yurtlu türleşme ile ilgili bazı bilgisayar benzetimlerinin sonuçları. (A) Yaşama şansını arttıran ya da belirli bir konak bitki türünü tercih etmeyi belirleyen aleller "+ aleller"; bunları tamamlayan aleller de "- aleller" olarak nitelendirilmiştir. Bu benzetim modelinde yaşamayı etkileyen iki lokus; konak bitkiyi tercih etmeyi belirleyen dört lokus bulunduğu varsayılmıştır. Modele göre her bir lokustaki + alelin sıklığı, başlangıç kuşağında bir veya sıfıra yakın olarak başlamaktadır. Alel sıklıklarında kuşaklar boyu görülen değişimler sonucunda, böcek toplumunun yarısı belirli bir konak bitki türü üzerinde, diğer yarısı da başka bir konak bitki türü üzerinde yaşamayı tercih etmekte; bu da üreme yalıtımı oluşmasına doğru bir ilerleyişi sağlamaktadır. (B) Konak bitki tercihi ne kadar çok sayıda lokus tarafından kontrol edilirse, yaşamayı belirleyen lokuslar üzerindeki seçilim şiddeti o derece artar. Yaşayabilirlik lokusu üzerindeki seçilim şiddeti *s* ile (seçilim katsayısı; bkz Bölüm 12) gösterilmiştir. Doğal seçilim konak bitkinin tercih edilmesinden önce gerçekleşmiş ise üstteki eğri; sonra gerçekleşmiş ise alttaki eğri ortaya çıkmaktadır (Fry 2003).

sürecini temsil ettikleri öne sürülür. Elma kurdu sineği (*Rhagoletis pomonella*) bu konuda en çok çalışılan böceklerden biridir (Bush 1969; Feder 1998). Bu böcekte ergin sinekler, pupadan Temmuz ve Ağustosta çıkarlar ve konak bitki üzerinde çiftleşirler. Larvalar, olgun meyveler içinde gelişir,sonbaharda toprağa düşer ve kışı pupa olarak geçirirler. Kuzey Amerika'nın doğusu boyunca bu böceğin asıl konak bitkisi alıç ağacı (*Crataegus*) olmuştur. *R. pomonella* ilk kez 150 yıl kadar önce ABD'nin kuzeydoğusunda, alıç ile akraba olan elmanın (*Malus*) zararlısı bir tür olarak, gözlenmiştir. Daha sonra bu zararlı, batı ve güney eyaletlerindeki elma bahçelerine yayılmıştır. Elma ağacından ve alıç ağacından alınan böcekler arasında, birkaç lokustaki alel sıklıkları arasında önemli ölçüde farklılıklar olması bu iki gup böcek arasında gen alışverişinin sınırlı olduğunu göstermektedir (Şekil 16.18). Gen alışverişi düzeyinin düşmesine (yaklaşık % 2'ye kadar) neden olan birkaç etkenden birisi konak bitki tercihi, başka biri de elma ve alıç ağaçları üzerinde çiftleşme etkinlikleri arasındaki 3 haftalık zaman farkıdır. Elma ağaçlarının üzerinde erken başlayan çiftleşme, pupadan çıkışın da erken olmasını sağlar; aynı zamanda elmalar da alıçlardan daha önce olgunlaştığından, pupadan erken çıkmak yararlı hale gelir. Gelişim süresini kontrol eden genetik farklılıklar ilk olarak Meksika'da, alıç ağacı konak toplumlarında evrimleşmiş, ardından da rastlantısal olarak elma ağacında gelişme bakımından üstünlük sağlamıştır (Feder vd. 2003). Grupların evrimleşmesinde kritik bir aşama olan konak tercihinin farklılaşmasının ise büyük olasılıkla aynı yurtlu olarak ortaya çıkmıştır.



Şekil 16.17 *Drosophila melanogaster*'da aynı yurtlu farklılaşmanın ortaya çıkması. Bu türün bir deneysel toplumu, yaşam alanı tercihi ve gelişim süresi uzunluğu bakımından kuşaklar boyu ayırıcı seçilim altında üretilmişlerdir. Her kuşakta, aynı fenotipi sergileyen bireyler birbirleriyle çiftleştirilmiştir. Otuz kuşağı aşan bir süre sonunda iki alt-toplum (kırmızı, mavi çizgiler) ortaya çıkmış; bunlar arasında kısmi bir üreme yalıtımı göstermiştir. Her bir şekildeki çizgiler, her bir alt toplumda dişilerden ortaya çıkan yavruların ortalama fenotipini göstermektedir (Rice ve Salt 1990).



Şekil 16.18 *Rhagoletis pomonella* sinekleri arasında görülen genetik farklılıklar. Sinekler, bir kesit boyunca değişik enlem derecelerinde yer alan konak durumundaki alıç ve elma ağaçlarından toplanmıştır. Grafikte, birkaç lokustaki ortalama alel sıklıkları gösterilmiştir. Bu gruplar arasında son yüz yıl içindeki farklılaşma, konak ağaç tercihi ile birlikte aynı yurtlu olarak evrimleşmiştir (Feder vd. 1990).

Afrika Büyük Gölleri'ndeki siklid balıklarının muazzam çeşitliliğinin aynı yurtlu türleşme sonucu ortaya çıktığı sıklıkla öne sürülür (bkz. Şekil 3.24). Oysa her gölde, türlerin çoğu göllerin kıyı kuşakları boyunca, birbiriyle bağlantısız dağılmış farklı yaşam alanlarında (kayalık sahil, kumlu taban vb) yaşadığı için, ayrı yurtlu türleşmeye ortam sağlayan çok çeşitli koşullar vardır. Gerçekten de, bu siklidlerin ayrı türdeş toplumları, kısa mesafelerde bile genetik farklılıklar gösterirler (Rico vd. 2003). Öte yandan, dağılımları iki küçük krater gölüyle sınırlı olan iki siklid türü grubunda bu gibi küçük ölçekte ayrı yurtlu türleşme olasılığı yoktur (Schliewen vd. 1994). Mitokondri DNA dizilerinden elde edilen verilerin her göldeki siklidlerin tek kökenli olduğunu göstermesi, türleşmenin krater göllerinin içinde gerçekleştiği sonucuna götürmüştür. Söz konusu göller yaşam alanı çeşitliliğinde ve uzayda yalıtım içermeyen basit konik birer çanakta bulunmaktadır. Bu örnek ve İzlanda'da bir buzul gölünde yaşayan iki buzul balık türü (*Salvelinus alpinus*, dere alabalığının bir akrabası) üzerine yapılan çalışmalar (Gislason vd. 1999) uzayda ayrılma olmadan türleşmeyi gösteren en ikna edici örneklerdir.

Çoktakımlılık Yoluyla ve Yeniden Birleşme Yoluyla Türleşme

Çoktakımlılık

Bir ÇOKTAKIMLI, ikiden daha fazla kromozom takımına sahip canlıdır (bkz. Bölüm 8). Örneğin, dörttakımlı bir canlının bedensel hücreleri içinde dört kromozom takımı bulunur. Çok takımlı toplumlar, ikitakımlı (ya da diğer) atalarından zigot sonrası üreme yalıtımıyla ayrılır ve bu nedenle ayrı birer biyolojik türdür. Çoktakımlılık yoluyla türleşme, *ani türleşme*'nin bilinen tek yoludur ve *tek genetik olayla* ortaya çıkar.

Partenogenetik üreyen çok sayıda çok takımlı hayvan türü tanımlanmış olsada çoktakımlı türler, henüz tam olarak anlaşılamayan nedenlerle eşeyli üreyen hayvanlar arasında çok ender bulunur. Bitkilerde ise çoktakımlılık yaygındır. Çiçekli bitki türlerinin % 35'i kadarının kromozom sayıları ait oldukları cinste bulunan en küçük kromozom sayısının katlarıdır (Goldblatt 1979). Damarlı bitkilerin % 75'inden fazlasının içinde bulunduğu birçok bitki grubu yüksek kromozom sayılarını büyük olasılıkla çoktakımlı atalardan almışladır (Grant 1981).

Doğadaki çok takımlılar iki uç grup arasında bir süreklilikte yer alır, aynı ve ayrı çoktakımlılık. AYNI ÇOKTAKIMLI bir birey, genetik yapıları ve kromozomları bakımından uyumlu, *aynı türe ait* olduğu düşünülebilecek bireylerin indirgenmemiş eşey hücrelerinin birleşmesiyle meydana gelir. Örneğin, patates (*Solanum tuberosum*) Güney Amerika'da yaşayan ikitakımlı bir türün aynı dörttakımlısıdır. AYRI ÇOKTAKIMLI bir tür, iki tür arasındaki, daha kesin olmak gerekirse, genetik ve kromozom uyumsuzluğundan dolayı kısmen kısır melezler oluşturan iki tür arasındaki, ikitakımlı melezlerin türevidir. İdeal olarak, aynı ve ayrı çoktakımlılar, mayoz sırasında kromozomlarının davranışıyla birbirinden ayrılabilirler (bkz. Şekil 8.20). Örneğin, bir aynı dörttakımlının her kromozomunun dört adet benzeşiği vardır. Bunlar, mayoz sürecinde ikişer ikişer ayrılmayabilirler, bu nedenle aynı çoktakımlılar genelde takım sayısı bozuk eşey hücresi oluşturduklarından düşük doğurganlığa sahiptirler. Buna karşın ayrı çoktakımlılar, kromozomlarının mayoz sırasında BİVALENTLER (karşılıklı olarak bir araya gelmiş benzeşik çiftler) oluşturmasından dolayı dengeli ve yaşayabilir eşey hüceleri nedeniyle, genellikle olağan düzeyde verime sahiptirler. Ancak aynı ve ayrı çok takımlılar arasında pek çok

ara tip vardır. Ayrıca, mayoz sırasında bivalent oluşturabilen ayrı çoktakımlılar da vardır çünkü kromozomların normal bir şekilde biraraya gelmesini sağlayan genlerin seçilimi de söz konusudur. Örneğin, mısırın (*Zea mays*) dörttakımlı formu, önceleri çok sayıda multivalent oluştururken, on kuşakta yüksek oranda bivalent oluşturacak şekilde evrimleşmiştir (Gilles ve Randolph 1951).

ÇOKTAKIMLILIK YOLUYLA TÜRLEŞME. Çoktakımlılık çoğunlukla, mayozda indirgenme hatası nedeniyle görülür. (Ramsey ve Schemske 1998). Örneğin indirgenmemiş bir eşey hücresinin ($2n$), bir tektakımlı (n) eşey hücresi ile birleşmesiyle üçtakımlı ($3n$) birey oluşur, bir dörttakımlı ($4n$) üçtakımlının indirgenmemiş eşey hücresi ($3n$), indirgenmiş bir eşey hücresi (n) ile birleşirse ortaya çıkar. Bitkilerin tek çoktakımlıları (örn. üçtakımlı, $3n$; beştakımlı, $5n$ gibi) çoğunlukla kısırdır. Bir dörttakımlı ile onun ikitakımlı atasının oluşturacağı melez üçtakımlı ve kısır olacağından, dörttakımlılar üreme yalıtımına sahip ayrı biyolojik türlerdir (bu durum daha yüksek çok takımlılar için de geçerlidir).

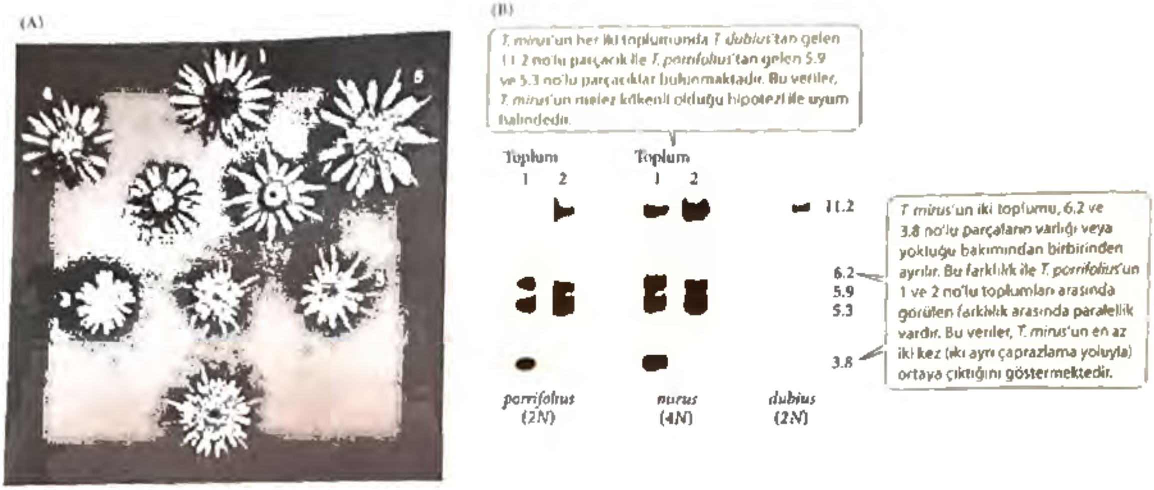
Arne Müntzing tarafından 1930'da yapılan bir dizi deneme, türleşme araştırmaları için bir dönüm noktası olmuştur. Müntzing, bir nane türü olan $2n = 32$ kromozomlu *Galeopsis tetrahit*'in, ikitakımlı ($2n = 16$) *G. pubescens* ve *G. speciosa* atalarından türemiş bir ayrı dörttakımlı olabileceğinden kuşkulanmıştır. Bu ikitakımlı türleri çaprazlamış, ikitakımlı F_1 melezler arasında bir tane üçtakımlı döl elde etmiştir. Bu üçtakımlı bireyi, *G. pubescens* ile geri çaprazlayarak bir dörttakımlı birey elde etmiş ve çoğaltmıştır. Dörttakımlı, *G. tetrahit*'e benzer, oldukça doğurgandır ve ikitakımlılardan yalıtılmıştır ancak *G. tetrahit* ile çaprazlandığı zaman doğurgan döl verebilmektedir.

Ayrı çoktakımlılarla yapılan bu gibi deneyler, iki atasal türden ortaya çıkan ikitakımlı melez bireyler çoğunlukla kısırken ve mayoz sırasında çok az bivalent oluştururken, bu melezlerden ortaya çıkan dörttakımlıların oldukça doğurgan olup, normal kromozom çiftleri oluşturduklarını göstermiştir. Bu gibi durumlarda, *ikitakımlı melezlerin kısır olmasının nedeni, ana türünlerin genleri arasındaki işlevsel uyumsuzluklar değil, kromozomların eşleşmesini engelleyen kimi mekanizmalardır.* İkitakımlı ve dörttakımlı bireylerde aynı genler, aynı oranlarda bulunduğundan, birinin kısır diğerinin doğurgan olması genetik farklılıklarla açıklanamaz (Darlington 1939; Stebbins 1950).

Moleküler çalışmalar, çoktakımlı türlerin kökenini aydınlatan yeni bulgular sağlamaktadır. Örneğin, kökenleri Avrupa kıtasına dayanan ikitakımlı üç Asteraceae türü *Tragopogon dubius*, *T. porrifolius* ve *T. pratensis*, Kuzey Amerika'da geniş bir yayılıma sahiptir. Aralarındaki F_1 melezleri düşük doğurganlığa sahiptir. 1950 yılında Ownbey, bu üç türün yayıldığı bölgelerde, iki yeni ve doğurgan dörttakımlı tür (*T. mirus* ve *T. micellus*) tanımlamış ve *T. mirus*'un, *T. dubius* ile *T. porrifolius*'un bir dörttakımlı melezi olduğunu, *T. micellus*'un da *T. dubius* × *T. pratensis*'ten meydana geldiğini önermiştir (Şekil 16.19A). Onlarca yıl sonra, Pamela ve Douglas Soltis (1991) bu dörttakımlı türlerin, Ownbey'in önerdiği ikitakımlı türlerin DNA işaretlerini taşıdığını bulmuşlardır. DNA çalışmaları, her ayrı çoktakımlı türün, ikitakımlı türlerin birbirinden bağımsız olarak birçok farklı yer ve zamanlarda melezleşmesi sonucunda ortaya çıktığını gösterir (Şekil 16.19B). Bu nedenle ayrı çoktakımlılar "paralel türleşme"ye örnektir.

ÇOK TAKIMLI TOPLUMLARIN OLUŞUM VE GELİŞİM SÜRECİ. Çoktakımlı türlerin nasıl yerleştikleri tam olarak anlaşılmamıştır. İkitakımlı bir toplum içinde ortaya çıkan bir dörttakımlı rasgele çaprazlaştığında üreme başarısı ikitakımlılarınkinden düşük olacaktır, çünkü yavrularının çoğu kısır ve yaşayabilirliği az üçtakımlılar olacaktır. Ateş otlarının (*Chamerion angustifolium*) ikitakımlı ve dörttakımlı bireylerinin karışımından oluşan deneysel toplumlarda yapılan deneyler, dörttakımlıların sıklığı düşük olduğunda, ikitakımlıların tozlaştırmasının artmasından dolayı, tohum üretimleri de azalır. (Husband 2000).

Bazı koşullar, kendini dölleme, vejetatif üreme, ikitakımlıdan yüksek uyum başarısı ya da ekolojik niş farklılaşması, yeni çoktakımlının çoğalıp bir toplum oluşturmasını sağlayabilir (Fowler ve Levin 1984; Rodríguez 1996). Gerçekten de çoktakımlı birçok takson kendini dölleyebilir ya da vejetatif çoğalabilir ve yaşam



Şekil 16.19 *Tragopogon* cinsinde yeni ortaya çıkan ayrı dörttakımlı türler. (A) Şekilde, değişik türlerin ve bazı melezlerin çiçek başları verilmiştir. Sırasıyla, 1. *T. porrifolius*; 2. *T. dubius*; 3. *T. pratensis*. Bu üç tür, ikitakımlı türlerdir. Ayrıca 4. *T. mirus* (1 × 2 çaprazlanmasından ortaya çıkan); 5. *T. micellus* (2 × 3 çaprazlanmasından ortaya çıkan) doğurgan dörttakımlı türlerdir. Numaralanmamış çiçek başları, ilgili türler arasındaki çaprazlanmalardan ortaya çıkan ve çoğunlukla kısır olan ikitakımlı melezlere aittir. (B) *T. mirus*'un (iki toplum), *T. dubius* ile *T. porrifolius*'un (iki toplum) çaprazlanmasından ortaya çıktığını gösteren moleküler kanıtlar. Bu kanıtlara göre, *T. mirus*, ilgili atasal türlerden, birbirinden bağımsız olarak birçok kez tekrarlanan melezlenmeler sonucunda ortaya çıkmıştır. Şekilde görülen ribozomal RNA parçaları elektroforetik jelde büyüklüklerine göre dizilmişlerdir (Şekil A: Ownbey 1950; Şekil B: Soltis ve Soltis 1991).

alanları ile dağılımları ikitakımlı öncüllerinden farklı özellikler sergiler. Takım sayısının artması hücre büyüklüğünü ve hücredeki su miktarını, gelişim hızını ve birçok başka fizyolojik özellikleri değiştirerek (Levin 1983) çoktakımlıların ortaya çıkar çıkmaz yeni ekolojik nişlere yerleşmelerini sağlayabilir.

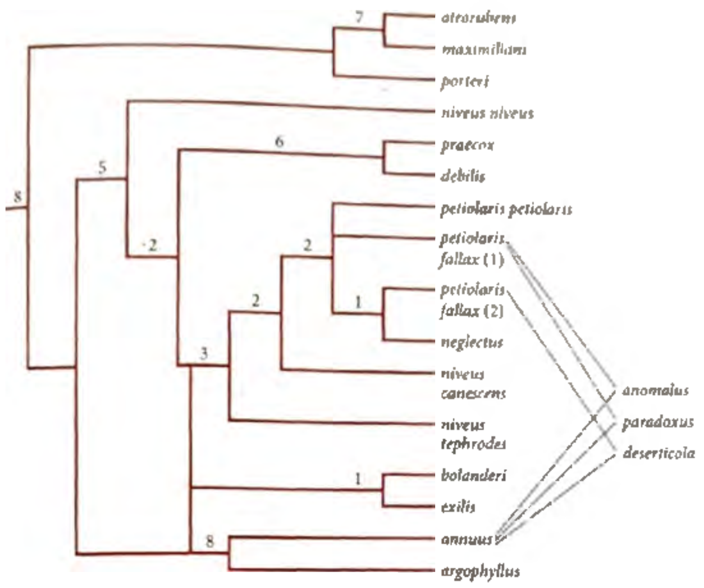
Çoktakımlılık yeni fizyolojik ve ekolojik yetiler kazandırsa da, morfoloji bakımından önemli yeni özellikler, çiçek ya da meyvaların yapısında farklılık gibi, kazandırmaz. Dolayısıyla çoktakımlılık, cinsler gibi yüksek taksonların evrimleşmesine neden olmaz (Stebbins 1950).

Yeniden birleşme yoluyla türleşme

Melezlenme bazen, sadece çok takımlı türlerin değil, ana türlerle aynı sayıda takımı olan türlerin de ortaya çıkmasına yol açabilir. İki tür arasında oluşan F_1 melezlerinin ürettiği değişik birçok rekombinant birey arasından bazı genotipler doğurgan ve ana türden yalıtılmış olabilir. Bu genotiplerin sıklığı artarak yeni bir toplum oluşturabilir (Rieseberg 1997). Bu sürece **yeniden birleşme yoluyla türleşme** veya MELEZ TÜRLEŞMESİ adı verilir (Grant 1981).

Yeniden birleşme yoluyla türleşme hayvanlarda nadir bir olay gibi görünmesine karşın bitkilerde yaygın olabilir (Rieseberg ve Wendel 1993; Rieseberg 1997). Kromozom, morfolojik ve moleküler özelliklerine bakılarak melez kökenli birçok ikitakımlı tür belirlenmiştir. Örneğin, ayçiçeği cinsinin (*Helianthus*) bir kısmı üzerinde moleküler filogeni çalışmaları yapılmış; Loren Rieseberg vd., *Helianthus annuus* ve *H. petiolaris* arasındaki melezlenmeler sonucunda birbirinden farklı üç yeni tür (*H. anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*) bulmuşlardır (Şekil 16.20). F_1 melezlerinin doğurganlığının düşük olmasına karşın, bu melezlerin türevlerinden ortaya çıkan yeni tür tamamen doğurgan ve zigot sonrası uyuşmazlıktan kaynaklanan üreme yalıtımı ile ana türlerden yalıtılmıştır. Başlangıçta iki ana türden gelen genetik belirteçler arasındaki bağın yeniden birleşme ile kırılmasından dolayı, melezleşmeden türleşmeye kadar geçen sürecin uzunluğu, her bir ana türden gelen kromozom bloklarının büyüklüğüyle beirlenebilir. Bu yaklaşımla, melez türlerden biri olan *H. anomalus*'un yaklaşık 60 kuşak içinde ortaya çıktığı tahmin edilmiştir (Ungerer vd. 1998).

Yeniden birleşmeyle evrimleşen türler, her iki ana türden daha farklı yaşam alanlarında (daha kurak ve daha tuzlu) yetişebilmekte, daha geç çiçeklenmekte ve kendilerine özgü benzersiz morfolojik ve kimyasal özellikler göstermektedir. Örneğin *H. anomalus* türü her iki ana türe göre daha kalın ve daha etli yapraklara, daha küçük çiçek başlarına saiptir (bkz. bölüm giriş sayfasındaki resim). Bu gibi "uç" özellikler, ana türlerde görülen değişkenlik aralığının ötesine geçmektedir. Rieseberg vd. (2003), iki ana türü (*H. annuus* ve *H. petiolaris*) çaprazlamış, ardından geri çaprazlama yaparak elde ettiği dölü serada birkaç kuşak boyunca yetiştirmiştir.

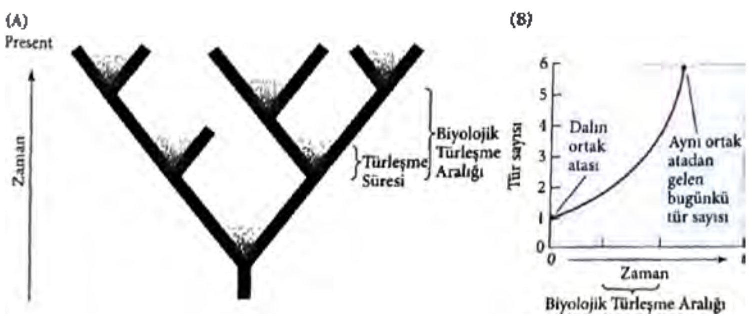


Şekil 16.20 Ayçiçeği cinsi içinde bazı ikitakımlı(diploit) türlerin melezlenme yoluyla ortaya çıkması. Kloroplast DNA'sı ve çekirdek ribozom DNA'sı dizilerine dayanarak yapılan filogenetik çalışmalar, üç *Helianthus* türünün (*H. anomalus*, *H. paradoxus*, *H. deserticola*), iki ikitakımlı tür (*H. annuus* ve *H. petiolaris*) arasındaki melezlenmeler sonucunda ortaya çıktığını göstermektedir. Filogenetik ağaçta dallanmaların olduğu noktalarda, paylaşılan türemiş özellikli (synapomorphic) baz çiftlerinin yer değişimi (substitution) sayıları verilmiştir. Melezlenme yoluyla türleşme olayı filogenetik ağaçlardaki geleneksel dallanma şekli yerine, ağ şeklinde dallanma görüntüsü ortaya çıkarmaktadır (Rieseberg ve Wendel 1993).

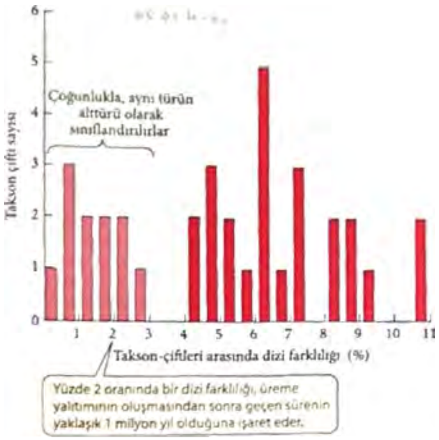
Bütün kromozomlarda genetik işaretler kullanan Rieseberg vd. deneysel melezlerin, *annuus* ve *petiolaris*'e ait kromozom parçalarının, birleşimlerine sahip olduğunu bulmuşlardır. Bu birleşimlerin diğer üç doğal melez türdekilerle aynı olduğunun görülmesi, bu türlerin gerçekten melezlenme ile ortaya çıktığını desteklemiştir. *H. anomalus*'ta ve diğer iki melez türde görülen neredeyse tüm "uç" özellikler, deneysel olarak üretilen melezlerde de görülmüştür. Dolayısıyla melezleşme deneyi bu türlerin oluşumunu kayda değer ölçüde yeniden ortaya koymuştur. Görüldüğü gibi melezleşme, doğal seçilimin etkileyebileceği çeşitli gen birleşimleri oluşturarak, yeni morfolojik ve ekolojik özellikler taşıyan yeni türlerin oluşmasına kaynak sağlamaktadır.

Türleşme Ne Kadar Hızlı?

"Türleşme hızı" deyiminin birkaç anlamı vardır (Coyne ve Orr 2004). Bunlardan biri GEÇİŞ SÜRESİ ya da TÜRLEŞME SÜRESİ'dir (TÜRS). TÜRS, türleşme sürecinin başlamasından üreme yalıtımının (neredeyse) tam olarak oluşmasına kadar geçen zamandır (Şekil 16.21A). Bir diğeri BIYOLOJIK TÜRLEŞME ARALIĞI'dır (BİTÜRA). BİTÜRA, bir türün yeni ortaya çıkmaya başladığı an ile bu türden başka türlerin ortaya çıkmaya başladığı an arasında geçen ortalama süredir. BİTÜRA sadece TÜRS'ü değil aynı zamanda yeni türleşme sürecinin başlamasına kadar geçen "bekleme süresini" de içerir. Örneğin, çok takımlılıkla türleşen bir dalda, yeni bir çok takımlı türün ortaya çıkması enderdir (örn. bekleme süresi uzundur) ama bu bir kere olduğunda üreme yalıtımı bir iki kuşak içinde oluşur.



Şekil 16.21 "Türleşme hızı"nın iki farklı anlamı (A) Türleşme süresi ; üreme yalıtımının başlaması ile tamamlanması evreleri arasında geçen (şekildeki dumanlı alanı kapsayan) zaman dilimidir. Biyolojik türleşme aralığı ise filojenide birbirini izleyen iki dallanma arasında geçen ortalama zaman süresidir. (B) Bugünkü tür sayısı ve bu türlerin türediği ortak atadan bugüne kadar geçen zaman bilinirse biyolojik türleşme aralığı tahmin edilebilir Ancak, bu tahmin yapılırken şu varsayımlar kabul edilir: Tür sayısı üstel bir hızla artmakta ve arada geçen sürede herhangi bir türün yok olmadığı varsayılmaktadır. Eğer aradaki zamanlarda yok oluş gerçekleşmiş ise (Şekil A'da bir adet türün, daha önceki bir zamanda yok oluşu gibi), biyolojik türleşme aralığı olduğundan daha yüksek tahmin edilmiş olur.



Şekil 16.22 Kuzey Amerika'da yaşayan ötücü kuşlardan bazı kardeş tür-çiftlerinin mitokondri DNA dizilerindeki çeşitlenme derecesi. DNA dizi farklılığı yüzde 4'ten az olan tür-çiftlerinin çoğu, bazı yazarlar tarafından aynı türün birer alt-türü olarak sınıflandırılırken, diğer bazı yazarlar tarafından da ayrı birer tür olarak sınıflandırılmaktadır. Tür çiftlerinden büyük bir bölümünün yaşı 2 milyon yıldan daha fazladır. Bu durum, kardeş türler arasındaki üreme yalıtımının oluşmasının en az 2 milyon yıl kadar önce gerçekleştiğini göstermektedir (Klicka ve Zink 1997).

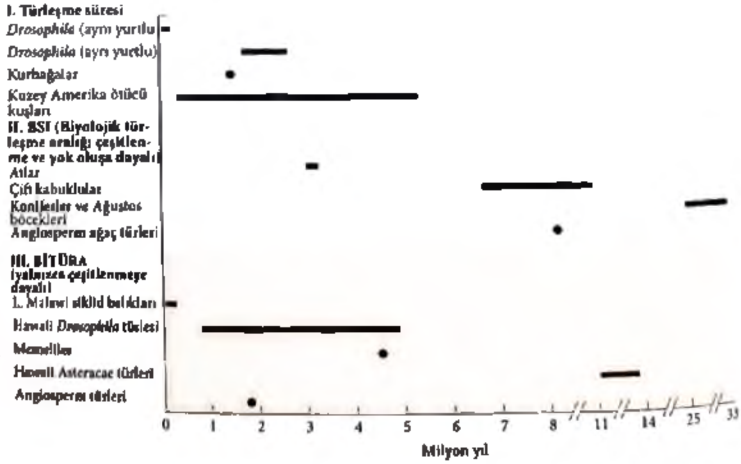
Jeolojik kanıtlar ya da DNA dizilimindeki kalibre edilmiş farklılıklar, kardeş tür çiftlerinin ilk ne zaman oluştuğu hakkında bir yargıda bulunmamızı sağlar ve bu bilgiyle TÜRS için bir üst sınır tahmin edilebilir. Örneğin, Hawaii adalarının 800.000 yıl yaşından genç olan "büyük adasında" *Drosophila*'nın endemik türleri evrimleşmişlerdir. Dizilim farklılaşması hızlarına dayanan tahminlere göre, Kuzey Amerika'daki ötücü kuşların kardeş türleri, 0,35 ila 5 milyon yıl önce (Myö), yani ortalama 2,6 Myö ilk defa ortaya çıkmışlardır (Klicka ve Zink 1997; Şekil 16.22). Zigot öncesi ve sonrası üreme yalıtımının derecesini, tahmini farklılaşma zamanı ile ilişkilendiren Coyne ve Orr (1997) tam üreme yalıtımının ayrı yurtlu *Drosophila* türleri için1,1–2,7 My, aynı yurtlu türleri için ise sadece 0,08–0,20 My sürdüğünü tahmin etmişlerdir. (Aradaki farkı, aynı yurtlu türlerdeki zigot öncesi yalıtımın güçlendirilmesine bağlamışlardır). Benzer bir yaklaşım, kurbağaların türleşmelerini tamamlamalarının ortalama 1,5 My sürdüğünü göstermiştir. (Sasa vd. 1998; Şekil 16.23, kategori I).

Çeşitlenme hızı, *R*, tür sayısının zamana göre artışıdır ve türleşme hızı (*S*) ile yok oluş hızının (*E*) farkına eşittir. Tek kökenli bir grubun çeşitlenme hızı (*R*), grubun yaşı (*t*) tahmin edilebiliyorsa ve tür sayısı (*N*) aşağıdaki denklemdeki gibi geometrik artış gösterdiği varsayılırsa, tahmin edilebilir.

$$N_t = e^{Rt}$$

(Bölüm 7'de taşıl kayıtlarındaki uzun dönemli çeşitlenme hızlarından bahsederken bu yaklaşıma değinmiştik; bkz. sayfa 141). Soy ağacında birbirini izleyen dallanma olayları arasında geçen ortalama zaman süresi $1/R$ yani çeşitlenme hızının tersidir (Şekil 16.21B). Hiç yok oluş yaşanmadığı varsayılırsa ($E = 0$), bu değer, BİTÜRA'yı yani türleşme olayları arasında geçen ortalama süreye eşit olur. Bu yaklaşıma dayanarak yapılan tahminlere göre, hayvan türlerinde BİTÜRA 0.3 My'dan biraz daha az (Afrika'nın Büyük Gölleri'ndeki siklid balıklarının inanılmaz hızdaki uyumsal yayılımı) ile 10 My'dan biraz daha fazla (birçok yumuşakça grubunda olduğu gibi) bir zaman arasında değişir.

Şekil 16.23 Değişik canlı gruplarında türleşme süreci için gerekli olan tahmini süre. Bazı canlı gruplarında ortalama değer (yuvarlak nokta), diğer gruplarda da en kısa ve en uzun değer aralığı (yatay şerit çizgiler) verilmiştir. I. Kategorideki türleşme süresi tahminleri, ilgili kardeş türler arasındaki üreme yalıtımı derecesi ile bu türlerin DNA dizilerindeki farklılaşma derecesi arasındaki ilişkilere bakılarak yapılmıştır. II. Kategoride biyolojik türleşme aralığı tahminleri, taşıl kayıtlarından elde edilen çeşitlenme hızına (R) ve yok oluş hızına (E) dayanarak yapılmıştır. III. Kategorideki biyolojik türleşme aralığı tahminleri, yok oluş hızını dikkate almayan net çeşitlenme hızına (R) dayanarak yapılmıştır. Taşıl kayıtlarından elde edilen verilere göre biyolojik türleşme aralığının süresi gruplara bağlı olarak büyük ölçüde değişmektedir (Veriler Coyne ve Orr 2004'den).



Taşıl kayıtlarına göre yokoluş hızı (*E*) kestirilip hesaba katıldığında, atlar için BİTÜRA 3 My'a yakın, çiftkabuklu yumuşakçalar için ise 6-11 My arasında kestirilir (Şekil 16.23, kategori II). Bitkiler için BİTÜRA daha uzun olabilir: özellikle kozalaklılar (ortalama 25 My) ve sikadların (ortalama 33 My) türleşmesinin yavaş olduğu görülmektedir.

İzlenen yaklaşım ne olursa olsun, türleşme kuramlarından beklendiği gibi, türleşme hızları oldukça değişkendir. Eğer türleşme, yansız alellerin mutasyonu ve genetik sürüklenmesiyle ilerliyorsa, bu sürecin (TÜRS) çok yavaş ilerleyeceğini; ekolojik ya da eşeysel seçilim ile ilerliyorsa o zaman hızlı olacağını ve güçlenmenin işin içine girmesiyle ivmeleneceğini söyleyebiliriz. Bazı türleşme şekilleri, çok takımlık, yeniden birleşmeyle türleşme, aynı yurtlu türleşme, doruk değişimiyle türleşme, çok hızlıdır ancak bu çeşit türleşme çok nadir olarak gerçekleşebilecek ve iki türleşme olayı arasındaki sürecin (BİTÜRA) uzun olmasına neden olacaktır. Daha önce gördüğümüz gibi, elma kurdu sineğinde (*Rhagoletis pomonella*) ve bir melez ayçiçeği türünde (*Helianthus anomalus*) yaklaşık yüz yıl gibi kısa süre içinde güçlü üreme yalıtımı oluşabilmektedir. Öte yandan, Panama Kıstağının 3,5 My önce oluşmasıyla, kıstağın iki tarafında kalan bazı kardeş karides (*Alpheus*) taksonları arasında, hala tam üreme yalıtımı evrimleşmemiştir (Knowlton vd. 1993).

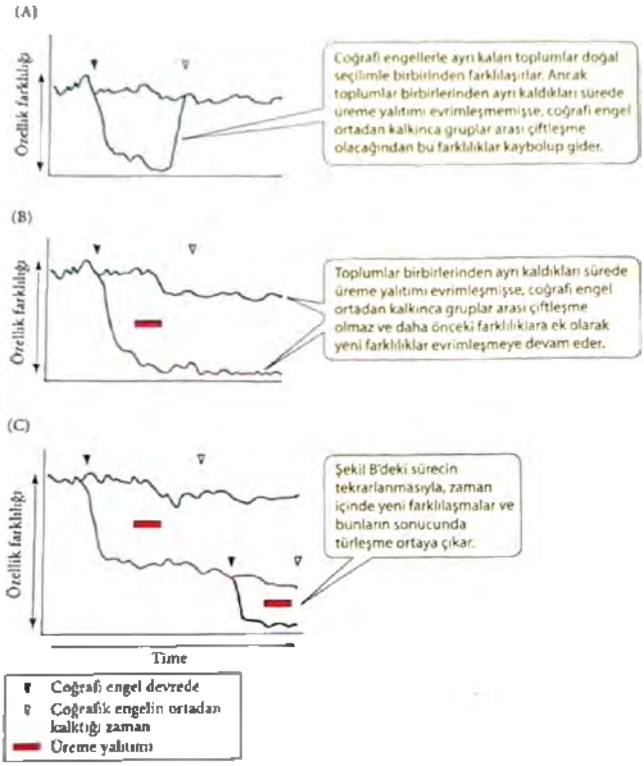
Peki, türleşmeyi hangi özellikler hızlandırır? Bir özelliğin çeşitlenme hızını etkileyip etkilemediğini anlamanın en iyi yolu bu özellikte farklılık gösteren yakın kardeş tür gruplarının tür çeşitliliğini karşılaştırmaktır (yakın kardeş tür grubu karşılaştırması; bkz. Şekil 7.18 ve 16.9). Değişik canlı gruplarında birçok özellik çeşitlenme hızı ile korelasyon gösterir ama türleşme hızını arttırdığını mı yoksa yok oluş hızını azalttığını mı anlamak zordur. Şimdiye kadar üzerinde çalışılmış özellikler arasında türleşme hızını arttırması en olası olanlar, bitkiler için hayvanlarla tozlaşma (rüzgar yerine), hayvanlarda da yoğun eşeysel seçilime işaret eden özelliklerdir (Coyne ve Orr 2004). Bu gibi gözlemler, bazı hayvan gruplarındaki çeşitlenmenin ekolojik çeşitlenmeden çok eşeysel seçilimden kaynaklanan basit üreme yalıtımına dayanması gibi ilginç bir olasılığı ortaya koymaktadır. Bu çıkarım, evrimsel yayılımın ana motorunun ekolojik farklılaşma olduğu görüşünün sorgulanmasına yol açmaktadır (Schluter 2000).

Türleşmenin Sonuçları

Türleşmenin en önemli sonucu, canlılar dünyasında çeşitliliğin olmazsa olmazı (sine qua non) olmasıdır Eşeyli üreyen canlılar için, yaşamın büyük soy ağacının her dalı, aralarında üreme yalıtımı oluşan toplumların birbirlerinden bağımsız evrimleşebildiği, sonunda cins, aile ve daha üst taksonları ayıran farkların ortaya çıktığı, bir türleşme olayını temsil eder. Bu durumda türleşme, KÜÇÜK ÖLÇEKLİ EVRİM, toplum içi ve toplumlar arası genetik değişim, ile BÜYÜK ÖLÇEKLİ EVRİM'in, tür üstü düzeyde yer alan ve büyük çapta çeşitlilik gösteren taksonların evrimi, sınırında yer almaktadır.

Eldredge ve Gould (1972), kesintili denge hipotezinde, morfolojik evrimin gerçekleşebilmesi için türleşmenin gerektiğini öne sürerler (ayrıca bkz. Stanley 1979; Gould ve Eldredge 1993). Birçok taşıl soy hattının milyonlarca yıl boyunca çok az değişmesine dayanarak (bkz. Bölüm 7), geniş yayılım gösteren türlerde iç kısıtların uyumsal evrimi engelleyebileceğini ileri sürmüşlerdir. Ayrıca Mayr'ın (1954), kurucu olaylarının bir genetik dengeden diğerine hızlı evrimi tetiklediği önermesine dayanarak, çoğu morfolojik evrimsel değişimin çevreyurtlu türleşme tarafından tetiklendiğini ve bağlantılı olduğunu ortaya atmışlardır.

Toplum genetikçileri genellikle bu hipotezi redderler: herşey bir yana, morfolojik özellikler yalıtılmış farklı türlerin toplumları arasında olduğu kadar, aynı türün toplumları arasında da değişiklik gösterirler (Charlesworth vd. 1982). Nitekim Gould da (2002), türleşmenin (üreme yalıtımı oluşmasının) morfolojik evrimi tetiklediğini düşünmek için bir neden olmadığı sonucuna varmıştır. Bununla birlikte, taşıl kayıtlarında görüldüğü üzere, morfolojik değişim türleşme ile bağlantılı olabilir, çünkü üreme yalıtımı toplumlar arasındaki morfolojik farklılıkların uzun vadede kalıcı olmasını sağlamaktadır (Futuyma 1987). Farklı yörelerde bulunan yerel toplumlar, seçilimin etkisiyle hızla farklılaşabilmelerine karşın bu durum: iklim



Şekil 16.24 Morfolojik ve diğer fenotipik özelliklerde ortaya çıkan evrimsel farklılaşmanın türleşme ile nasıl hızlandırıldığını gösteren bir model. (A) Toplumlar önce coğrafi bir engelle birbirinden ayrılır ve farklı ortamlarda evrimleşerek bir takım özellikler bakımından farklılıklar kazanırlar. Bir süre sonra aralarındaki coğrafi engel kalkınca gruplar arası gen akışı gerçekleşir ve biriken morfolojik farklılıklar zamanla kaybolur. (B, C) Coğrafi engelin devam ettiği ayrı kalış evresinde toplumlar arasında üreme yalıtımı gelişmiş ise, coğrafi engel kalkmış olsa bile, toplumlar evrimleşmeye devam ederler.

ve diğer ekolojik koşullar değiştikçe farklılaşmış olan yerel toplumlar yer değiştirip, er ya da geç birbiriyle temas edebilir. Böyle olunca, eğer üreme yalıtımı gelişmemişse, toplumlar arasında üreme nedeniyle farklılıkların çoğu kaybolacaktır (Şekil 16.24). Birbirini takip eden türleşme olaylarında, bir özellikte yeni bir değişiklik "yakalanarak" uzun dönemli bir eğilimle sonuçlanabilir.

Bu hipotez, çevresel değişimin yaşandığı (yaşam alanlarının ve toplumların değişerek gen akışının tetiklendiği) dönemlere kıyasla, çevrenin pek değişmediği (toplumların coğrafi yalıtımının, üreme yalıtımı evrimleşecek kadar uzun sürdüğü) dönemlerde yönlü evrimsel değişimin etkisinin daha kuvvetli olacağını tahmin eder. Paleontologlar tam böyle bir değişim deseni belirlediler. (Jansson ve Dynesius 2002). Örneğin Pleistosen buzul devirlerindeki büyük çevresel değişimlere karşın, erken Pleistosen taşıl kınkanatlıları ile günümüzde yaşayan türler birbirlerinin aynısıdır. Coğrafi dağılımları önemli ölçüde değişmiştir bu değişimin sürekli olması gen akışına neden olarak, Coope'un (1979) belirttiği gibi morfolojik olarak değişmemelerine neden olmuştur. Aynı şekilde, trilobitlerde (taşıl kayıtlarına göre) derece derece biriken morfolojik evrim, çevresel değişimin az olduğu yerlerde, çevrenin değişken olduğu yerlere göre daha belirgin biçimde izlenmektedir (Sheldon 1990). O zaman belki de, Ernest Mayr'ın (1963, s. 621) dediği gibi "Türleşme, ...evrimin ilerleme yöntemidir. Türleşme olmadan canlılar dünyasında bir çeşitlilik olmayacak, uyumsal yayılım gerçekleşmeyecek, evrim çok çok ağır ilerleyecekti. Öyleyse tür, evrimin temel taşıdır."

Özet

1. En yaygın türleşme şekli büyük olasılıkla, toplumlar arasındaki gen akışının bazı coğrafi ve yaşam alanı engelleriyle azalarak, doğal seçilim ve/veya genetik sürüklenme ile genetik farklılaşmanın oluştuğu, ayrı yurtlu türleşmedir.
2. Toplumsal yalıtım sonucu ayrı yurtlu türleşmede, geniş yayılım gösteren bir türün dağılımı coğrafi bir engelle parçalanır ve birbirlerinden ayrılan toplumlardan biri veya birkaçı, atasal durumundan farklılaşır.
3. Basit üreme yalıtımı modelinde, bir ya da birkaç toplumun birkaç lokusunda, ayrı alellerin uyum başarısını azaltmayan değişimler meydana gelir. İki toplumda, sabitlenmiş aleller arasındaki epistatik etkileşimler melezlerin uyum başarısını azaltır (zigot sonrası yalıtım). Aynı şekilde, genetik farklılaşma zigot öncesi yalıtıma da neden olabilir.
4. Ayrı yurtlu toplumlarda üreme yalıtımının oluşmasına yol açan genetik değişimler, genetik sürüklenme ya da farklılaştırıcı ekolojik ya da eşeysel seçilimin sonucunda ortaya çıkabilirler. Ekolojik seçilimin etkileri sadece birkaç örnekte iyi belgelenebilmiştir. Eşeysel seçilim ise hayvanlarda zigot öncesi yalıtımın önemli nedenlerinden birisidir.

5. Zigot öncesi yalıtım çoğunlukla, toplumlar ayrı yurtluyken evrimleşir ve toplumlar komşu yurtlu veya aynı yurtlu durumdayken güçlenebilir. Güçlenmenin olması, zigot öncesi engelin doğasına ve bu engelin genetik temeline bağlıdır. Eşeysel seçilim güçlenmenin devreye girmesini özendirirken, yeniden birleşme engeller.
6. Çevre yurtlu, ya da kurucu toplum etkisiyle, türleşme, ayrı yurtlu türleşmenin, genetik sürüklenmenin hızlı evrimi başlattığı ve yatlımın yan ürün olduğu, hipotetik bir modelidir. Bu türleşmenin olasılığı, kullanılan matematiksel modele bağlı olarak büyük ölçüde değişir. Bu hipotezin öngördüğü coğrafi türleşme örüntüsü yaygın olsa da, sürüklenme sonucu türleşmenin çok az kanıt vardır.
7. Panmiktik bir toplumda üreme yalıtımının kaynağı, çeşitlendirici seçilime bağlı, aynı yurtlu türleşmedir. Ancak eşeysel yalıtımın aynı yurtlu orataya çıkması, lokuslar arasındaki yeniden birleşmeler çiftleşmeyi bu da çeşitlendirici seçilen özellikleri etkileyeceği için, olası değildir. Eğer yeniden birleşme, seçilime karşı işlemezse aynı yurtlu türleşme olabilir. Örneğin, çeşitlendirici seçilim, çiftleşmenin gerçekleştiği, farklı yaşam alanlarının seçilmesini desteklerse, zigot öncesi yalıtım oluşabilir. Bunun ne kadar sık olduğu tartışılmaktadır.
8. Bitkilerde çoktakımlılık yoluyla "ani türleşme" yaygındır. Ayrı çoktakımlı türler, genetik olarak farklı toplumların melezleşmesiyle ortaya çıkar. Çok takımlı toplumların oluşabilmesi ekolojik olarak ya da uzayda ikitakımlı atalarından ayrılmasılarını gerektirir çünkü geri çaprazlarla oluşan bireylerin üreme başarıları düşüktür. Çok takımlı türler ayrı yer ve/ya da zamanlarda bağımsız olarak türemiş olabilirler.
9. Belgelenmiş birkaç durumda (bitkilerde) görüldüğü gibi, ikitakımlı melezlerin bazı genotipleri doğurgandır ve ana türle arasında üreme yalıtımı vardır. Ve böylece yeni bir tür ortaya çıkar (yeniden birleşme yoluyla türleşme).
10. Türleşme süresi çok değişkendir. Bu süre bazı türleşme modellerinde (çok takımlılık, yeniden birleşme yoluyla türleşme) diğerlerine (özellikle mutasyon ve uyuşmazlığa neden olan yansız alellerdeki genetik sürüklenme yoluyla olan türleşmelerde) göre daha kısadır. Bazı canlı gruplarında türleşme süreci ortalama 2-3 milyon yıl alabilirken, bazen daha kısa ve bazen de daha uzun sürebilir. Filogenetik ve paleontolojik verilere dayanarak yapılan tahminlere göre, türlerin ortaya çıkış hızı da koşullara bağlı olarak çok değişkendir. Hayvanlar dünyasında eşeysel seçilim, bitkiler dünyasında hayvanlar aracılığıyla tozlaşma türleşme hızını arttıran etkenlerdendir.
11. Türleşme, eşeysel yolla üreyen canlılarda çeşitliliğin kaynağıdır ve soy ağaçlarındaki her "dal"ın ortaya çıkmasından sorumludur. Türleşme, kesintili denge hipotezinde önerildiği gibi, morfolojik özelliklerin evrimsel değişiminde büyük olasılıkla tetikleyici olmamaktadır. Ancak türleşme, doğal seçilimle toplumlar arasında biriken farklılıkların, gen alışverişi yoluyla ortadan kalkmasını engelleyerek, uzun sürede bu farklılıkların daha da ilerlemesine katkıda bulunmaktadır.

Terimler ve Kavramlar

aynı yurtlu türleşme
ayrı yurtlu türleşme
çevre yurtlu türleşme
komşu yurtlu türleşme
kurucu toplum etkisiyle türleşme
özellik yer değişimi
toplumsal yalıtım (vikariance)
üreme engeli güçlendirmesi
yeniden birleşme yoluyla türleşme

İleri Okuma Önerileri

Speciation (Türleşme) konusunda J. A. Coyne ve H. A. Orr (2004) tarafından yazılan eser, son yıllarda konusunda yayınlanan en kapsamlı çalışmadır. Bu eser 15. Bölümde de önerilmişti. Matematiksel yaklaşımı sevenler için, türleşme modellerini geniş bir açıdan inceleyen ve Sergei Gavrilets (2004) tarafından yazılan ***Fitness Landscapes and Origin of Species*** isimli eser önerilir (Princeton Univ. Pres, Princiton, NJ, 2004).

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Türleşmenin komşu yurtlu yolla mı, yoksa aynı yurtlu yolla mı ortaya çıktığını göstermek niçin zordur?
2. Coyne ve Orr (1997), aynı yurtlu toplumlar arasındaki eşeysel yalıtımın aynı yaşlardaki ayrı yurtlu toplumlara göre daha güçlü olduğunu buldular ve bunu eşeysel yalıtımın güçlendirilmesine bir kanıt olarak aldılar. Buna karşın şu görüş de ortaya atılabilir: Eşeysel olarak yeterince yalıtılmamış aynı yurtlu toplum çiftleri birleşebilir ve üzerinde

araştırma yapmak mümkün olmayabilir. Dolayısıyla aynı yurtlu toplumlardaki eşeysel yalıtımın derecesi, ayrı yurtlu toplumlardakiyle karşılaştırıldığında yanlılık görülebilir. Bu olası yanlılık nasıl bertaraf edilebilir (Yanıtınızı verdikten sonra Coyne ve Orr'un çalışmasına bakınız).

3. İki toplum arasında tam üreme yalıtımı evrimleştiğini varsayınız. Bu aşamadan sonra bu iki grubun tekrar birleşerek tek bir tür oluşturma olasılığı var mıdır? Böyle bir olay hangi koşullarda gerçekleşebilir veya gerçekleşemez, tartışınız?
4. Dikenli balıklardaki paralel türleşme ya da konusuyla ilgili tartışmayı da dikkate alarak, bir biyolojik tür bir kereden daha çok (örn., polifiletik olarak) ortaya çıkabilir mi? Böyle bir olasılık, bu şekilde ortaya çıkan bir tür ile onun yakın akrabası tür arasındaki üreme yalıtımı şekline ne derece bağımlı olabilir?
5. Bir hayvanın farklı yaşama ortamlarını ya da farklı konak bitkileri seçme özelliği genetik kontrol altında bulunabilir; buna bağlı olarak da bu özelliğin kalıtsallık derecesi yüksek veya düşük olabilir. Kalıtsallık derecesinin küçük veya yüksek olması -yaşama ortamı ya da konak bitki seçiminden kaynaklanan farklılaşma yoluyla- aynı yurtlu türleşme olasılığını ne şekilde etkileyebilir?
6. Eşeysel yolla üreyen canlılarda biyolojik türler arasında morfolojik ve diğer fenotipik özellikleri bakımından çoğunlukla farklılıklar bulunur. Aynı durum, bakteri ve apomiktik bitkiler gibi eşeysel olmayan yolla üreyen canlılar için de çoğu kez geçerlidir. Her iki durumda da canlılarda kesin fenotipik "kümeler" oluşmasına hangi etkenler yol açabilir?
7. Bitkiler dünyasında yakın türler arasında çaprazlanma ve melez bireyler oluşması genellikle yaygındır. Buna karşın, yeniden birleşme yoluyla "melez tür" şeklinde ortaya çıktığı bilinen çok az sayıda tür vardır. Bunun nedeni ne olabilir? Yeniden birleşme yoluyla türleşmeyi olası kılan ya da engelleyen etkenler ne olabilir?
8. Biyolojik tür kavramı yerine filogenetik tür kavramını benimsemiş olduğunuzu varsayınız. Bu bölüm (Bölüm 16) içinden bir konu seçiniz ve seçtiğiniz konunun, bu yeni bakış açısından hareketle nasıl işlenebileceğini tartışınız.

Canlı Nasıl Uyumlu Olur: Üreme Başarısı

17



Çok uzun bir yaşam öyküsü. Nevada'da kıraç bir dag zirvesindeki bir çam türü (*Pinus arisalata*), 4600 yıllık yaşıyla, bilinen en yaşlı bireysel canlılar arasında yer alır. (Fotograf © D. Cavagnaro/Visuals Unlimited.)

Türler yalnızca anatomi ve fizyolojileri bakımlarından değil, yaşam döngülerinin pek çok özellikleri açısından da birbirilerinden farklıdır. Örneğin, deniz laleleri ve mercanlar yüzyıla yakın bir süre yaşayabilirlerken, bir çam ağacı türü (*Pinus aristata*) 4600 yıldır yaşamda kalabilmiştir ve titrek kavağın (*Populus tremuloides*) vejetatif çoğalan klonları 10,000 yılı aşkın süre yaşayabilirler. Buna karşılık, yıllık bitkiler çimlenmenin ardından bir yıldan az sürede ölürler ve bazı rotiferler gibi pek çok küçük hayvanın en fazla birkaç haftalık yaşamları vardır.

Üreme verimi de benzer şekilde büyük değişkenlik gösterir: pek çok çiftkabuklu ve diğer deniz omurgasızı her boşaltımda binlerce ya da milyonlarca küçücük yumurta bırakırken, bir mavi balina (*Balaenoptera musculus*) ergin bir fil kadar ağır olan tek bir yavru doğurur ve bir kiwi (*Apteryx*) annenin yüzde 25 ağırlığında tek bir yumurta yumurtlar (Şekil 17.1).

Gelişim örüntüsü de türden türe büyük oranda farklıdır. Bazı böceklerin gelişimi oldukça hızlıdır: *Drosophila melanogaster*'in yeni bırakılmış bir yumurtası 10 gün sonra üreyen bir ergin haline gelebilir ve partenogenetik bir afid kendisi doğmadan önce bile bir dölet (embriyo) taşıyor olabilir. Buna karşılık, dönemsel ağustos böcekleri (*Magicicada*) ergin olarak bir aydan az süre yaşayacakları yaşamlarına adım atmadan önce toprak altında 13 ya da 17 yıl



Şekil 17.1 Bir kiwinin (*Apteryx*) dişinin ağırlığının yüzde 25'i olan devasa yumurtasını gösteren bir röntgen filmi (Fotoğraf Otorohanga Zoological Society izniyle yayınlanmaktadır).

beslenirler (Şekil 17.2). İnsan gibi pek çok tür bir çok kez ürerken, yüzyıl bitkileri (*Agave*) ve bazı somon türleri gibi diğerleri yalnızca bir kez ürer ve sonra ölür.

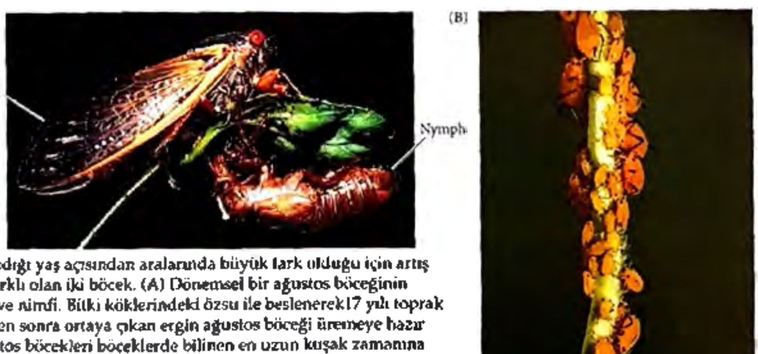
Canlılar aynı zamanda üreme biçimleri açısından da farklıdırlar. Pek çok hayvan ayrı eşeylidir fakat toprak solucanları ve diğer EŞZAMANLI HERMAFRODİTLER aynı zamanda hem dişi hem de erkek işlevlerine sahiptirler ve belli bazı deniz levrekleri ve diğer SIRALI HERMAFRODİTLER önce eşeylerden biri olarak gelişir ve sonra da diğer eşeye dönüşür. Bitki türleri yalnızca eşzamanlı ya da sıralı hermafroditlerden, hermafroditlerden ve dişilerden, hermafroditlerden ve erkeklerden, ya da ayrı eşeylerden oluşabilmektedirler. Hatta hermafrodit bitkiler dışarıdan mı döllendikleri yoksa kendi kendilerini mi dolledik1erine göre de birbirilerinden ayrılırlar ve bu nedenle kendileşme düzeyi de aralarında değişir. Üreme süreci sıkça eşeysel birleşme anlamına gelir ve yeniden birleşim bunu izler. Ancak pek çok canlı eşeysiz olarak, sıklıkla partenogenez—döllenmemiş bir yumurtadan gelişim—ile ürer.

Türün yaşayabilmesi ve üremesindeki-ki bu özellikler uyum başarısıyla doğrudan ilişkisi olmasını beklediğimiz özelliklerdir- böylesine olağanüstü bir çeşitliliğin nedenleri neler olabilir? Yüksek uyum başarısına, ya da üreme başarısına ulaşmanın açıktır ki pek çok yolu vardır. Tüm bu çeşitlilikten anlam çıkarabilmek için evrimsel ekologlar ve evrimsel genetikçiler yaşam öyküleri ve üreme sistemlerine ilişkin kuramlar geliştirmişlerdir.

Birey Seçilimi ve Grup Seçilimi

Morina neden yüzbinlerce yumurta oluşturur? Bunun nedeni yüksek ölüm oranının dengelenmesi ve böylece türün yaşayabilirliğinin garanti edilmesi midir? İnsanlar neden "yaşlılıktan" ölürler? Bunun amacı türü devam ettirecek yeni, sağlıklı kuşağa yer açmak mıdır? Neden pek çok tür eşeyli olarak ürer? Eşeysellik ve yeniden birleşim (rekombinasyon) genetik çeşitliliği artırdığından, türün böylece çevresel değişimlere uyarlanabilmesi mi sağlanmaktadır? Bazı meslekten biyologların dahi bu sorulara "evet" dediği bilinmektedir. Ancak bunu söylerken ya bu özelliklerin evrimine Darwinci seçilimin (bireyler arasındaki seçilim) yol açmadığını kabul etmişlerdir ya da bireyler arasındaki seçilimin türün iyiliği tarafından etkilenmediğinin farkına varmamışlardır-doğal seçilimin ne anlama geldiğini tam olarak anlamamışlardır.

Uyum başarısının bileşenleri olmalarından ötürü, doğurganlık ve ömür uzunluğu farklılıklarının en azından kısmen doğal seçilimle evrimleşmiş olması gerekir. Toplumlar arasındaki seçilim—birey için zararlı ancak toplum ya da tür için faydalı olan bir özelliğin evrimleşmesinin tek olası nedeni—11. Bölüm'de gördüğümüz gibi, bireyler arasında gerçekleşen seçilime oranla genel olarak daha zayıf bir güçtür. Bireyin uyum başarısının bileşenleri olan yaşam öyküsü özellikleri açısından, bu durum özellikle doğru olmalıdır.



Şekil 17.2 Üremenin başladığı yaş açısından aralarında büyük fark olduğu için artış hızları ve kuşak zamanları farklı olan iki böcek. (A) Dönemsel bir ağustos böceğinin (*Magicada septendecim*) ergin ve nimfi. Bitki köklerindeki özsu ile beslenerek17 yılı toprak altında nimf olarak geçirdikten sonra ortaya çıkan ergin ağustos böceği üremeye hazır durumdadır. Dönemsel ağustos böcekleri böceklerde bilinen en uzun kuşak zamanına sahip canlılardır. (B). birkaç kuşağa ait olan, sütleğen afidlerinin (*Aphis nerii*) oluşturduğu küme: tek bir dişiden partenogenetik üreyerek meydana gelmişlerdir. Afidler canlı doğum yaparlar ve bazı türlerde, doğmadan önce de kendi yavrularını geliştirmeye başlayabilirler . (A © Jimm Zipp/Photo Researchers, Inc.; B © photolibrary.com.)

Aşırı nüfus artışı ya da yetersiz üreme nedeniyle gelecekte yok olma olasılığının bireyler arasında gerçekleşen doğal seçilimle ilgisi yoktur ve onu etkilemez. İnsanda (ya da başka bir türde) doğurganlığı arttıran bir mutasyon, örneğin, birey uyum başarısını arttıracak (Başka bir etkisi olmadıysa) ve bu nedenle- aşırı nüfus artışı ve kitlesel açlıkla sonuçlansa bile—sıklığı 1'e ulaşacaktır. Bir türün doğurganlığının ölüm oranını dengeleyecek şekilde evrimleşeceğini varsaymak yerine, *ölüm oranı düzeyinin doğurganlık düzeyinin ekolojik sonucu olduğunu kabul etmek gerekir.* Bunun nedeni ise çoğu toplumun, sınırlı besin ve kaynaklar gibi, yoğunluğa—bağlı etkenler tarafından düzenlenmesidir (Williams 1966).

O halde ilk bakışta, herhangi bir türün giderek daha yüksek doğurganlık ve daha uzun bir ömür evrimleştirmesini beklememiz gerekir. Sorun, bu nedenle, düşük doğurganlık ve ömür uzunluğunun—ya da onları belirleyen genlerin—tüm toplumlar ya da türden çok, bireysel canlılar için ne gibi bir üstünlük sağlayacağını anlamaktır. Aynı nedenden ötürü, eşeysel üremenin türlere, çevredeki değişimlere uyarlanmayı sağladığını sanmaktan da sakınmamız gerekmektedir.

Yaşam Öyküsü Evrimi

İlk olarak yaşam öyküsü özelliklerinin evrimi üzerinde duracağız; özellikle ömür uzunluğunu, üremenin başladığı ve sona erdiği yaşları ve her yaş diliminde dişilerin kaç yavru meydana getirdiğini ele alacağız (Stearns 1992; Charlesworth 1994b; Roff 2002). Bu özellikler toplumların büyüme hızlarını etkilerler.

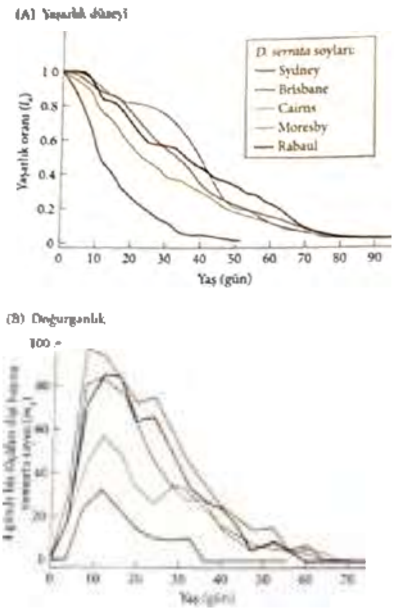
Uyum başarısının bileşenleri olarak yaşam öyküsü özellikleri

12. Bölümde, bir genotipin uyum başarısını dişilerin bir kez üreyip, ardından öldükleri basit durum açısından tanımlamıştık (**canlının bir kez ürediği - semelpor yaşam öyküsü**). Bu durumda, üreme başarısı—ortalama bir dişinin bir kuşakta oluşturduğu yavruların sayısı—R 'dir ve bir dişinin üreme yaşına dek yaşayabilme olasılığı (L) ile oluşturduğu yavru sayısının (M) çarpımına eşittir:

$$R = LM$$

Yaşamı boyunca birden çok kez üreyen türler için uyum başarısının hesaplanması karmaşıktır. Dişi başına üretilen ortalama yavru sayısı her yaş diliminde ortalama bir dişinin ürettiği yavruların toplamıdır ve bu, bir dişinin o yaşa dek yaşayabilme olasılığı ile ağırlıklı olarak hesaplanır. Yaşı göstermek için x' i, x yaşına dek yaşayabilme olasılığı için l_x'i (yani, x yaşına dek yaşayabilen yenidoğan ya da yumurtaların oranı) ve x yaşındaki ortalama doğurganlık (yenidoğan ya da yumurta sayısı) için de m_x'i kullanıyoruz. Şekil 17.3, bir *Drosophila* türünün bazı toplumları için hesaplanan l_x ve m_x değerleri gösterilmektedir. Varsayalım ki dişiler 1, 2, 3 ve 4 yıl yaşları için sırasıyla 0, 4, 8, ve 0 yumurta üretmiş olsun ve bu yaşlara ulaşabilme olasılıkları yine sırasıyla %75, %50, %25 ve %10 olsun. O zaman basit bir yaşam tablosunu şöyle yazabiliriz:

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	1.00	0	0
1	0.75	0	0
2	0.50	4	2
3	0.25	8	2
4	0.10	0	0
5	0.00	0	0
$\sum = R$			4



Şekil 17.3 Yaşam öyküsü özelliklerindeki genetik çeşitlilik. Grafikte (A) Avustralya'da yaşayan meyve sineği *Drosophila serrata*'nın beş farklı bölgeden soyları laboratuvarda yetiştirildiğinde elde edilen yaşa-özgü yaşama olasılığı, l_x, ve (B) doğurganlık, m_x, değerleri. Yaşayabilirlik eğrileri her bir yaşa dek yaşayabilen yenidoğan oranını, doğurganlık eğrileri her bir yaşta dişi başına olan ortalama yumurta üretimini göstermektedir. Sinekler pupa döneminden ergin döneme geçtikten birkaç gün sonra yumurta üretimi en yüksek noktaya ulaşmaktadır. Bu eğriler yaşam öyküsünün yalnızca ergin (pupa sonrası) sonrasını dönemini göstermektedir (Birch vd. 1963'ten).

R şöyle hesaplanır:

$$R = \sum l_x m_x$$

Böylece, ortalama olarak her dişi yerini $R = 4$ yavruya bırakacaktır (Ekologlar böyle analizlerde, geleneksel olarak, yalnızca dişi yavruları sayarlar ve erkek yavruların eşit sayıda üretildiğini kabul ederler). Bu toplam, aynı zamanda genotipin kuşak başına düşen büyüme hızıdır: eğer toplumda başlangıçta N_0 birey varsa, *k* kuşak sonrasında ulaşacağı büyüklük,

$$N = N_0 R^k \text{, olarak yazılır.}$$

Yüksek *R* değeri olan bir genotip sayıca daha çok artacak ve böylece daha yüksek bir uyum başarısına sahip olacaktır.

Kuşak uzunluğu açısından genotipler arasında farklar varsa, uyum başarıları kuşak başına artış olarak değil, yalnızca birim zaman başına artış olarak karşılaştırılabilir. Birim zaman başına nüfus artış hızı *r* ile gösterilir ve *R* ile aralarındaki ilişki $R = e^r$ şeklindedir. Eğer toplum başlangıçta N_0 bireyden oluşuyorsa, *t* birim zaman sonraki büyüklüğü,

$$N = N_0 e^{rt} \text{, olarak yazılır.}$$

Tıpkı *R* gibi, *r* değeri de her yaş dilimindeki yaşayabilme olasılığına ve doğurganlığa bağımlıdır. Pek çok koşulda *r*, bir genotipin uyum başarısının uygun bir ölçümünü verir.

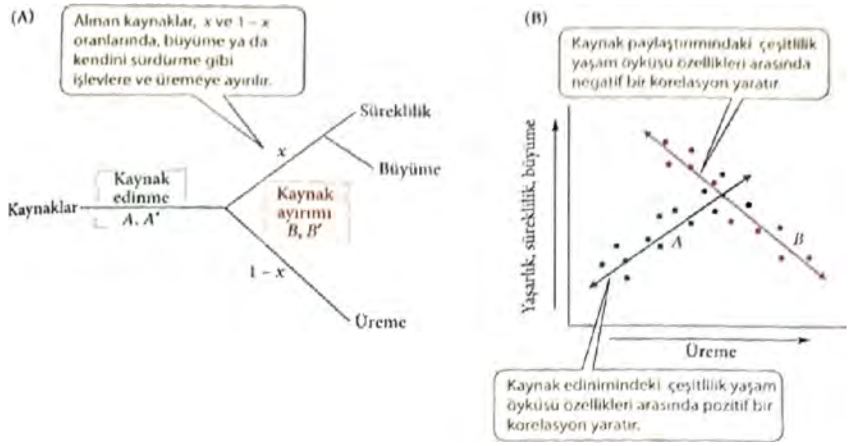
Diğer her şey eşit olduğunda, l_x'i (her hangi bir *x* yaşına dek yaşayabilme olasılığı) arttırmak *R* (ya da *r*) değerini de artıracak ve böylece uyum başarısı da artacaktır. İnsan dişilerinde (ya da yukarıdaki gibi hipotetik yaşam tablosunda) olduğu gibi, üreme sonrasında gerçekleşen bir ömür söz konusu ise ($m_x = 0$ olduğunda), üreme sonrasında ileri yaşlara dek yaşayabilme olasılığının değiştirilmesi *R* değerini değiştirmeyecektir. Bununla birlikte, üreme dönemi üreme olgunluğu sonrası yaşlara dek uzanıyorsa, o yaşlara dek yaşayabilme olasılığının artması *R* değerini de arttıracaktır. Benzer şekilde, m_x arttırıldığında—yine diğer şeylerin eşit olması koşuluyla—uyum başarısı artacaktır.

Erken yaşta meydana getirilen yavru döl uyum başarısını daha fazla arttıracaktır çünkü onların nüfus artışına (*r*) olan katkısı, aynı sayıda daha ileri yaşta meydana getirilmiş yavrularınkinden daha fazla olacaktır. Bir başka deyişle, uyum başarısı açısından "değerleri" daha yüksek olacaktır. Örneğin, dişilerin ya 2 ya da 3 yaşında ürediklerini ancak doğurganlıklarının eşit olduğunu varsayalım. 2 yaşındaki dişilerin gelecekteki toplum büyüklüğüne katkıları 3 yaşındaki dişilerinkinden daha fazla olacaktır. 3 yaşına ulaşabilecek dişilerin sayısı 2 yaşına ulaşacaklardan daha az olacağı için, 2 yaşındaki dişiler toplam olarak daha fazla yavru bırakacaktır. Üstelik, nüfus artışı bileşik faiz hesabı gibi işler. Beklemeyip önceden para yatırıp faize bıraktığınızda banka hesabınızın daha hızlı büyümesi gibi, 2 yaşındaki dişilerin yavruları, 3 yaşındaki dişilerden önce, kendileri yeni yavru döl oluşumuna katkı yapacaklardır (bu "kâr faizi" anlamına gelir). Böylece, yaşamının daha erken döneminde üreyen bir genotipin daha kısa bir kuşak zamanı vardır ve (*r* ile ölçülen) uyum başarısı üremeyi daha ileri yaşa erteleyen bir genotipinkinden daha yüksektir.

Değiş-tokuşlar (trade-off)

Özellikler uyum başarısını en yükseğe taşımak için evrimleştiklerinden, canlıların giderek daha yüksek doğurganlık, daha uzun yaşam ve hatta daha erken yaşta eşeysel olgunluğa ulaşmak için evrimleşmelerini bekleriz. Bununla birlikte, canlıların bu durumlar açısından sınırlanmaları ise, çeşitli kısıtlamalara bağlanabilir.

FILOGENETIK KISITLAMA evrimleşme tarihinden kaynaklanır; bu tarih boyunca yaşam öyküsü özelliklerinin ve diğer özelliklerin evrimini kısıtlayan bu durum her evrimsel soy hattına miras kalır. Örneğin, pek çok böcek ergin olarak beslenir ve böylece ardıl bir yumurta bırakımı için enerji ve protein alımı sağlanırken, ergin ipek böceği güvesi ve bazı diğer böcek gruplarında işlevsel ağız parçaları yoktur ve bu nedenle doğurganlıkları larva iken depoladıkları kaynaklar ile sınırlanmıştır. Böylesi böceklerin çoğu bir kez yumurta bırakır, ve ardından da ölür. Pek çok kuş grubunda, kuluçka başına çıkan yumurta sayısı tür-içi ve türler arasında çeşitlilik gösterir, ancak Procellariiformes (albatroslar, fırtına kuşları, diğer akraba türler) takımındaki tüm türler yalnızca bir tek yumurta bırakırlar.



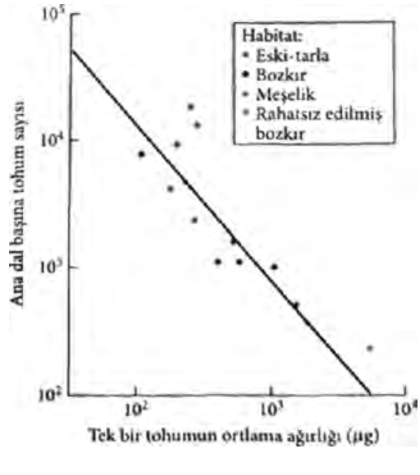
Şekil 17.4 Yaşarlık (ya da büyüme) ve üreme gibi yaşam öyküsü özellikleri arasında pozitif ya da negatif korelasyona yol açan etkenler. (A) *A* lokusundaki çeşitlilik bir bireyin çevreden aldığı enerji ya da diğer kaynakların miktarını etkilemektedir. *B* lokusundaki çeşitlilik, x ve $1-x$ oranlarında olmak üzere, büyüme ya da kendini sürdürme ve üreme gibi işlevlere kaynak ayırımını etkilemektedir. (B) *A* lokusu açısından farklı olan genotipler yeşil daireler ile, *B* lokusu açısından farklı olanlar ise kırmızı dairelerle gösterilmektedir. Yaşayabilirlik ve üreme arasındaki toplam genetik korelasyon, kaynak paylaştırımıyla kaynak edinimindeki çeşitliliğin göreli büyüklüklerine bağlıdır.

FİZYOLOJİK ya da GENETİK KISITLAMALAR adı verilen diğer kısıtlamalar çok iyi bilinmemektedir. Bununla birlikte, farklı genotiplerin ya da fenotiplerin birbirileriyle karşılaştırılmaları sonucu bu kısıtlamaları saptamak olanaklıdır. Böyle kısıtlamaların bazıları, bir özellikteki değişimin sağladığı yararın diğer bakımlardan ortaya çıkan zararla korelasyon içinde olduğu durumlar olan **değiş-tokuşları** meydana getirirler. Örneğin, hayvanların üreme etkinlikleri sıklıkla avlanma riskini artırır ve bu nedenle üreme ile yaşayabilme arasında bir değiş-tokuş vardır: túngara kurbağalarında (*Physalaemus pustulosus*) erkeklerin çiftleşme çağrılarının hem dişi kurbağaları hem de avcı yarasaları kendilerine çektiğini anımsayalım (bkz. 14. Bölüm).

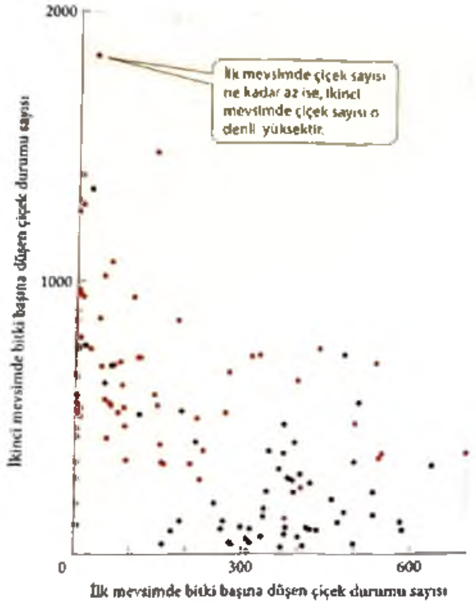
Bazı fizyolojik değiş-tokuşlar, genotiplerin uyum başarısının farklı bileşenleri arasındaki ters orantılı ilişkileri anlattığı durum olan **karşıt pleiotropi** ile sonuçlanır. Örneğin, kendi devamlılıkları ya da büyümeleri pahasına üremeye ayrılan enerji ya da besinin (bu ayırma işi sıklıkla **üreme çabası** olarak adlandırılır) miktarı açısından genotipler arasında farklar olduğunda, artan doğurganlık ile sonraki düşük yaşayabilme ve büyüme arasında bir korelasyon söz konusu olabilir. Bu PAYLAŞTIRMALI DEĞİŞ-TOKUŞ, üreme ve yaşama arasındaki bir *negatif genetik korelasyon* olarak görülür. Bununla birlikte, eğer bireylerin çevreden aldığı kaynakların miktarında da bir genetik çeşitlilik söz konusu olsaydı, bu durum üreme ile yaşabilme arasında bir *pozitif korelasyon* oluşturabilirdi (Şekil 17.4) (van Noordwijk ve deJong 1986; Bell ve Koufopanou 1986). Paylaştırmalı değiş-tokuş evrimi hala kısıtlayabilecektir ancak bu durumda saptanması güç olabilir.

Değiş-tokuş'ları saptamanın birkaç yolu vardır (Reznick 1985):

1. Farklı türlerde ya da toplumlarda, iki ya da daha fazla özelliğin ortalamaları arasındaki korelasyonlar-böyle korelasyonlar toplumlar arasındaki diğer, bilinmeyen farklılıklardan da kaynaklanabilmelerine karşın-değiş-tokuş varlığına güçlü biçimde işaret edebilirler. Anababaların sınırlı kaynaklar ayırdığı durumda, çok sayıda küçük yavru döl oluşturulması ile az sayıda büyük yavru döl oluşturulması arasında bir paylaştırmalı değiş-tokuş bekleriz (ki bu da sıkça karşılaştığımız bir durumdur) (Şekil 17.5).
2. Toplumlar içinde özellikler arasındaki fenotipik ya da, daha iyisi, genotipik korelasyonlar, bir uyum başarısı bileşeninin arttırılmasının ardından bir başkasının düşüşünün ne oranda olacağını gösteren kullanışlı göstergeler olarak iş görebilirler (bkz. 13. Bölüm). Örneğin, Law vd. (1979) çayır otuna (*Poa annua*) ait pek çok ailenin her birinden gelen bireyleri rasgele dizilmiş bir şekilde yetiştirmişlerdir. Genel olarak, ilk çiçeklenme mevsimlerinde daha çok çiçek veren ailelerin



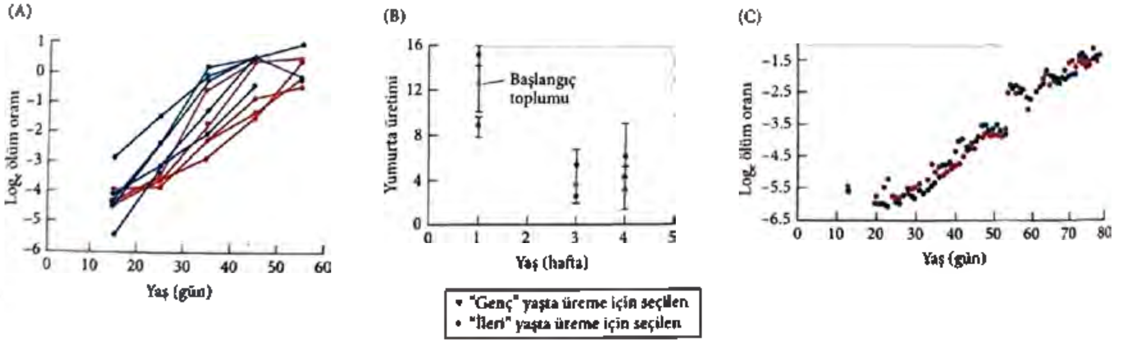
Şekil 17.5 Goldenrod (*Solidago*) türlerinde tohum ağırlığı ve sayısı arasındaki ilişki bir paylaştırım değiş-tokuşunun varlığına işaret etmektedir. İstilacı türler eski-tarla habitatlarında yetişirler ve çekişmenin yoğun olduğu ve büyük yapılı yavruların oluşturulduğu daha kararlı yapıdaki düzlüklerde yetişen türlere oranla, daha küçük tohum ürelirler (Werner ve Platt 1976'dan).



Şekil 17.6 Yaşamının birinci ve ikinci mevsiminde *Poa annua* otunun bitki başına çiçek durumu sayısı. Her nokta tek bir ailede bulunan bireylerin ortalamalarını göstermektedir. İki farklı yaşam alanından alınan bitkiler (farklı renklerde gösteriliyorlar) aynı arada yetiştirilmiştir (Law 1979'dan).

ikinci mevsimlerinde daha az çiçek verdiklerini (Şekil 17.6) ve aynı zamanda daha az vejetatif büyüme yapabildiklerini bulmuşlardır.

3. Değiş-tokuş varlığının en tartışılmaz kanıtlarından bazıları yapay ya da doğal seçilime karşı korelasyon gösteren yanıtlardan gelmektedir (Reznick 1985; Stearns 1992). Linda Partridge ve çalışma arkadaşları (1999) *Drosophila melanogaster* kullanarak aynı kurucu toplumdan gelen on seçilim soyu oluşturdular. Bir haftadan daha az yaşlı dişilerin bıraktığı yumurtalardan çıkan yavrudölü yetiştirerek beş "genç" toplum seçtiler. Benzer şekilde, 3-4 haftalık dişilerin bıraktığı yumurtalardan çıkan yavru dölün yetiştirilmesiyle de beş "yaşlı" toplum seçtiler. 19 kuşak geçtikten sonra, "genç" toplumların ortalama ömür uzunluğunun kurucu toplumunkinden farklı olmadığı bulundu. Sadece, en azından 3 hafta yaşamış sinekler genlerin sonraki kuşaklara aktarılmasına katkıda bulunduklarından, beklentimize uygun olarak "yaşlı" toplumların ömür uzunluğu artış göstermişti (Şekil 17.7A). Bununla birlikte, "yaşlı" toplumlardaki 1-hafta yaşında olan dişilerin doğurganlığı ise, kurucu toplum ya da "genç" toplumlarınkine oranla düşüş göstermiştir (Şekil 17.7B). Böylelikle, yaşamın erken döneminde üreyebilmenin yitirilmesi pahasına daha ileri yaşlara dek yaşayabilme elde edilmiştir—kısa bir süre sonra göreceğimiz önemli bir sonuç.
4. Bir özelliğin deneysel yönlendirimi ve böylece diğer özellikler üzerinde oluşan etkinin gözlenmesi, sıklıkla, değiş-tokuş varlığını ortaya çıkarabilir. Örneğin Sgrò ve Partridge (1999) hem "genç" hem de " yaşlı" toplumlardan gelen dişileri, gama ışınımını ya da dişi kısırlığına yol açan dominant bir alelin kalıtımını kullanarak, deneysel olarak kısırlaştırdılar ve *Drosophila* ömrü üzerine olan seçilim deneyini izlediler. Her iki deneysel işlemde de, "genç" ve "yaşlı" toplumlar



Şekil 17.7 *Drosophila melanogaster*'in laboratuvar toplumlarında üreme yaşı için yapılan seçilimin sonuçları. (A) 10 günlük zaman dilimi başına hesaplanan ölüm oranı "ileri" yaşta üremeleri için seçilen toplumlarda, "genç" yaşta üremeleri için seçilen toplumlardan daha düşüktür. (B) "Genç" toplumlara ve başlangıç toplumlarına oranla, "yaşlı" toplumların genç iken yaptıkları yumurta üretimi daha düşüktür. (C) " Genç" ve "yaşlı" toplumlar arasındaki ölüm oranı farkı, dişi üremesini engelleyen bir gen topluma katıldığında kaybolmuştur. Bu durum, üreme bedellerinin ölüm oranını artırdığına işaret etmektedir (Partridge vd. 1999 ve Sgrò and Partridge 1999'dan).

arasındaki ömür uzunluğu farkının ortadan kalktığı görüldü ve bu da ömür uzunluğunun üremenin fizyolojik bir bedelinden etkilendiğini kanıtlamaktadır (Şekil 17.7C). Bu sonuçlar, *Drosophila* ve diğer pek çok böcekte eşleşme etkinliğinin ve yumurta üretiminin her iki eşeyde ömrü kısalttığını, çiftleşmemiş olanların çiftleşmiş olanlardan daha uzun yaşadığını gösteren diğer kanıtlarla uyuşmaktadır (Fowler ve Partridge 1989; Bell ve Koufopanou 1986).

Yaşam Öyküsünün Evrimi Kuramı

Yaşamın erken döneminde üremenin nüfus artışı hızına katkısı, yaşamın geç döneminde yapılan eşit sayıda yavrunun yapacağı katkıdan daha fazla olduğundan, uyum başarısının yaşam öyküsü özelliklerindeki küçük değişimlere DUYARLILIĞI (belirli bir büyüklükteki doğurganlık ya da yaşayabilme değişiminin uyum başarısına olan etkisi) değişimin ifade edildiği yaşa bağımlıdır (Charlesworth 1994). Örneğin, Çizelge 17.1'de verilen hipotetik veriler açısından, ilk yaş sınıfına dek yaşayabilme (l_1) artışı açıktır ki uyum başarısını etkileyecektir. Öte yandan, yaş 5 ten 6'ya kadar olan yaşayabilmenin (l_5) arttırılması uyum başarısını hiçbir şekilde değiştirmeyecektir çünkü bu tür yaş 5'in üzerindeki yaşlardaürememektedir ($m_6 = 0$). Görüldüğü gibi, *doğal seçilim üreme sonrası yaşayabilmeyi genellikle gözetmemektedir* (bununla birlikte, insanda olduğu gibi, üreme sonrasında anababalar yavrularına bakıyorsa üreme sonrası yaşayabilme yararlı bir durum olabilir).

Dahası, bir grubun nüfus artışına olan katkısı yaşla birlikte düştüğünden, ileri bir yaşta doğurganlık ve yaşayabilmedeki küçük bir artışın sağlayacağı seçilimsel yararın uyum başarısında (r) sağlayacağı artış genç yaştakinden daha azdır (Tablo 17.1'de "duyarlılık değerleri" $S_l(x)$ ve $S_m(x)$ 'in yaşla birlikte gösterdiği düşüşe dikkat edin). Bunun nedeni basitçe daha yaşlı dişilerin üremek için yaşayabilme olasılıklarının daha düşük olmasıdır. Bir diğer neden, gördüğümüz gibi, yaşlı dişilerin doğurduğu yavruların nüfus artışına katkısının genç dişilerin doğurduğu yavrularınkinden daha az olmasıdır.

Ömür uzunluğu ve yaşlanma

Üreme hücrelerinin somatik dokulardan farklı olduğu pek çok canlı yaşla birlikte fizyolojik bozunuma uğrar ve bu süreç yaşlanma ya da senesens adını alır. Bu neden olmaktadır? Yaşlanma ve sınırlı ömür uzunluğu konusunda birbiriyle ilişkili iki hipotez bulunmaktadır (Rose 1991). Bunların her ikisi de, arttırılan yaşama olasılığının sağladığı seçilimsel yararın yaşla birlikte düşmesine dayanır.

TABLO 17.1 ***Hipotetik bir yaşam tablosu örneği ve uyum başarısının (r) yaşa özgü yaşarlığa ve doğurganlığa duyarlılığı***[a]

Yaş sınıfı	Yaşayabilenlerin sayısı	Yaşayabilen oranı	Ortalama doğurganlık	Yaşarlık \ Doğurganlık			r'ın m duyarlılığı	r'ın l_x duyarlılığı
x		l_x	m_x	$l_x m_x$	e^{-rx}	$e^{-rx} l_x m_x$	$S_m(x)$	$S_l(x)$
0	1000	1.000	0.00	0.00	1.000	0.000	0.335	0.334
1	750	0.750	0.00	0.000	0.796	0.000	0.200	0.334
2	600	0.600	1.20	0.720	0.634	0.456	0.128	0.182
3	480	0.480	1.40	0.672	0.505	0.339	0.081	0.068
4	360	0.360	1.03	0.396	0.402	0.159	0.049	0.018
5	180	0.180	0.96	0.144	0.320	0.046	0.019	0.018
6	100	0.100	0.00	0.000	0.255	0.000	0.011	–
Sums:					1.932 = R			1.000

Kaynak: Stearns 1992'den.

[a] Anlık artış oranı, r, "deneme ve yanılma" yoluyla $1 = \sum_{x=0}^{x=\xi} e^{-rx} l_x m_x$ eşitliğini kullanarak hesaplanır ve buradaki değeri 0.228'dir.

Duyarlılık katsayıları olan $S_m(x)$ ve $S_l(x)$, x yaşında doğurganlık (m_x) ve yaşarlık (l_x)'de oluşan küçük bir değişikliğin r üzerindeki etkisini göstermektedirler.

Bu katsayılar $S_m(x) = \frac{e^{-rx} l_x}{T}$ ve $S_l(x) = \sum_{y=x}^{\xi} \frac{e^{-ry} l_y m_y}{T}$ bağıntılarını kullanarak elde edilir.

Peter Medawar (1952), sonraki yaş sınıflarını etkileyen zararlı mutasyonların, daha erken dönemleri etkileyenlerden daha yüksek sıklıkta toplumlarda birikeceğini çünkü onlara karşı işleyen seçilimin zayıf olduğunu ileri sürmüştür. Böyle lokuslardan çok sayıda olduğunda, yaşlanmaya yol açan nedenler bireyler arasında çeşitlilik gösterecektir. Bu hipotez uyum başarısıyla ilişkili özelliklerdeki (yaşayabilmeyi etkileyenler böyle özelliklerdendir) genetik çeşitliliğin ileri yaş sınıflarındakilerde, erken yaşlara göre, daha çok olacağını söyler. George Williams (1957) 'ın öne sürdüğü diğer hipotez ise karşıt pleiotropi, ya da genetik değiş-tokuş'ları öngörür. Erken yaş sınıflarının uyum başarısına katkısı daha yüksek olduğu için, yaşamın erken döneminde yararlı olan (örneğin, üreme sonucu yavru sayısını arttıran) bir alel, yaşamın ileri dönemlerinde (belki de, vücudun devamı, onarımı ve savunması için ayrılması gereken enerji ve besini kısıtladığından) zararlı olsa dahi seçilimsel bir yarar yaratacaktır.

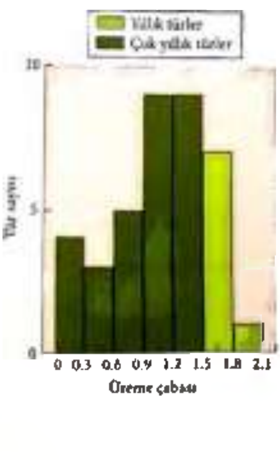
Medawar'ın mutasyon birikimi hipotezine ilişkin kanıtlar karışıktır. Hipotez, uyum başarısı bileşenlerindeki birikimsel genetik değişkenin (varyansın) ileri yaş sınıflarında daha büyük olacağını söylemektedir. *Drosophila*'da, öngörülen böyle bir ilişki, ölüm oranı ve erkek eşleşme başarısı açısından bulunmuştur ancak dişi doğurganlığı için böyle bir ilişki bulunmamıştır (Charlesworth 1994b). Öte yandan, Williams'ın karşıt pleiotropi hipotezi Linda Partridge grubunun (bkz. Şekil 17.7) yaptığı seçilim deneylerinin sonuçlarıyla desteklenmektedir; böyle deneylerde, erken üreme ile hem ömür uzunluğu hem de ileri yaşta üreme arasındaki negatif ilişkiyi gösteren kanıtlar elde edilmektedir. Bu deneyler, uzun süre önce ortaya atılan evrimsel hipotezlerin en çarpıcı şekilde doğrulandığı deneyler arasındadır.

Üremenin yaşa bağlı olarak düzenlenmesi

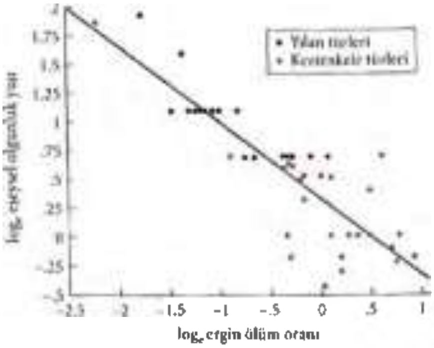
Eğer yaşayabilme uyum başarısına üreme devam ettiği sürece katkı yapabiliyorsa, canlılar neden sürekli olarak üremezler? Yanıt, diğer her şey eşit olduğunda, yaşamın erken dönemlerindeki düşük üremenin her zaman bir yararı olduğudur. Erken üreme sonraki dönemde üreme ile korelasyon içinde olduğundan (Şekil 17.6'daki gibi), bütün kaynakları kendilerini devam ettirmek yerine erken yaştaki tek bir üreme patlamasına ayırarak canlıların yaşamları boyunca tek bir kez üremelerini bekleriz. Bu nedenle pek çok türün, bu duruma karşın, neden birden çok kez ürediğini sormamız gerekmektedir.

Erken yaşta üreme ölüm riskini artırabilir, büyümeyi azaltabilir, ya da sonraki doğurganlığı azaltabilir ve böylece ertelenmiş üremenin oluşturacağından daha düşük bir r ortaya çıkmasına neden olabilir. Doğurganlık, örneğin bütün yaşam boyunca büyüyen pek çok bitki ve balık türünde olduğu gibi, vücut kütlesi ile korelasyon içindedir. Böyle türlerde kaynakların derhal üreme yerine büyüme, varlığını sürdürme ve savunmaya ayrılması yaşamın ilerki dönemlerinde ulaşılabilecek çok daha yüksek bir doğurganlığın elde edilmesi için yapılan bir yatırımdır. Bu duruma uygun şekilde, *matematiksel modeller ergin bireylerin bir yaş sınıfından diğerine yaşayabilme oranları yüksek olduğunda, ve nüfus artış hızı düşük olduğunda, tekrar tekrar üremenin daha yüksek olasılıkla evrimleştiğini* göstermektedir. Bu etkenler aynı zamanda, yaşamı boyunca birden çok kez üreyen bir türde erken yaş yerine daha geç yaşta üremenin gerçekleşmesini avantajlı kılmaktadır. Kaynakların bazısı büyüme, bireyin varlığını sürdürmesi ve savunma için kullanıldığından, bir çokseferli türün her üreme yaşında üremeye adadığı çaba, tekseferli bir türün tek atımlık "büyük patlama" benzeri üreme döneminde üremeye adadığı çabadan daha azdır. Bununla birlikte bireyler yaşlandıkça, yaşamın ilerki dönemlerinde üremenin taşıdığı zararlar giderek arttığından, üremeden enerji sakınmanın getireceği yararlar azalır. Bu nedenle, yaşamın belli bir noktasında, *tek kez üreyen türler tarafından üremeye adanan enerji ya da diğer kaynaklar oranının yaşla birlikte artmasını* bekleriz (Williams 1966; Charlesworth 1994b).

Şekil 17.8 Çiçeklenmeye ayrılan biyokütle oranının bir indeksi olarak tanımlanan yıllık (tek bir kez üreyen) ve çok yıllık (birden çok kez üreyen) İngiliz ot türlerinin üreme çabası. Üremeye ayrılan kaynak, tek bir kez üreyen yıllık bitkide daha yüksektir (Wilson ve Thompson 1989'dan).



Bu kuramsal beklentileri destekleyen pek çok çalışma vardır. Kimi taksonlara ait türler arasında yapılan karşılaştırmalar birden çok kez üreyen türlerin üreme çabasının, her üreme döneminde, tek bir kez üreyen türlere oranla daha az olacağı yönündeki beklentiyi desteklemektedir (Roff 2002). Örneğin çok yıllık ot türlerinde çiçekler, tek yıllık olanlarınkine oranla bitki ağırlığının daha az bir bölümünü oluşturur (Şekil 17.8; Wilson ve Thompson 1989). Benzer şekilde, yüksek ergin yaşama oranlarının ertelenmiş eşeysel olgunluğu ve geç yaşamda üremeye yüksek üreme çabası adanmasını sağlayacağı yönündeki beklenti memeliler, balıklar, kertenkeleler ve yılanlar, ve diğer gruplarla yapılan çalışmalarla doğrulanmıştır: doğada, ömür uzunluğu yüksek olan türler aynı zamanda geç eşeysel olgunluk göstermektedir (Şekil 17.9) (Promislow ve Harvey 1991; Shine ve Charnov 1992).



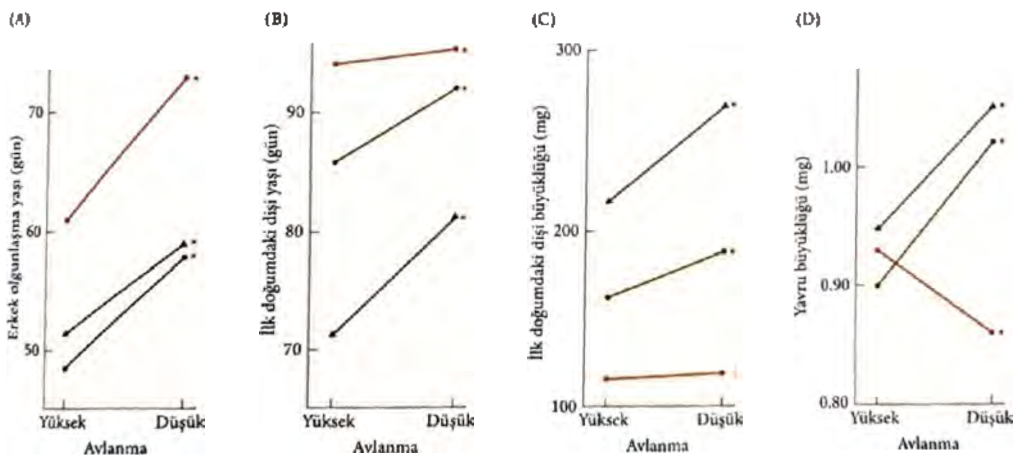
Şekil 17.9 16 kertenkele ve yılan türüne bakıldığında, yıllık ergin ölüm oranı düştükçe üremenin daha geç yaşta başladığı görülmektedir. Bu örüntü, üremenin başladığı yaşın gecikmesinin ergin ölümü yüksek olan türlerde evrimleşebileceğine ilişkin beklentiyi doğrulamaktadır (Shine ve Charnov 1992'den).

David Reznick vd. Trinidad'daki guppileri (*Poecilia reticulata*) çalıştılar (örn., Reznick vd. 1990; Reznick ve Travis 1992). Bazı derelerde, bir siklid balık türü olan *Crenicichla alta* yoğun biçimde büyük yapılı (olgun) guppileri avlamaktadır. Diğer derelerde, ya da çağlayanların üstünde kalan yerlerde, *Crenicichla* yoktur ve avlanılma düzeyi son derece düşüktür. *Crenicichla* tarafından avlanma yaşamın erken dönemimde olgunlaşmayı ve üremeyi evrimleştirecektir; gerçekten de, *Crenicichla*'nın yoğun olduğu derelerdeki balıklar-avlanmanın düşük olduğu derelerdeki balıklara oranla-hızla ve küçük vücutlu olarak olgunlaşırlar, daha sık olarak ürerler, üreme çabaları (döletin ağırlığının ananın ağırlığına oranı) daha yüksektir ve daha çok ve daha küçük vücutlu yavrular meydana getirirler. Derelerden ikisinde Reznick vd., *Crenicichla* tarafından avlanmanın olduğu çağlayan altındaki yerden aldıkları balıkları, *Crenicichla*'ın ve guppilerin bulunmadığı çağlayan üstündeki yerlere taşıdılar. Birkaç kuşak geçtikten sonra, araştırıcılar normalde bulundukları yerlerden ve sonradan sokuldukları bölgelerden guppiler alarak onların yavrularını ortak bir laboratuvar ortamında yetiştirdiler. Yaşam öyküsü kuramından beklenildiği gibi, büyük yapılı bireyler üzerindeki avlanma baskısının kalktığı toplumlar ertelenmiş bir olgunlaşma ve daha büyük bir ergin vücut yapısı evrimleştirdiler ve bu toplumlarda az sayıda, büyük yapılı yavrudöl ve daha düşük bir üreme çabası oluşturma eğilimi ortaya çıktı (Şekil 17.10).

Yavru sayısı ve büyüklüğü

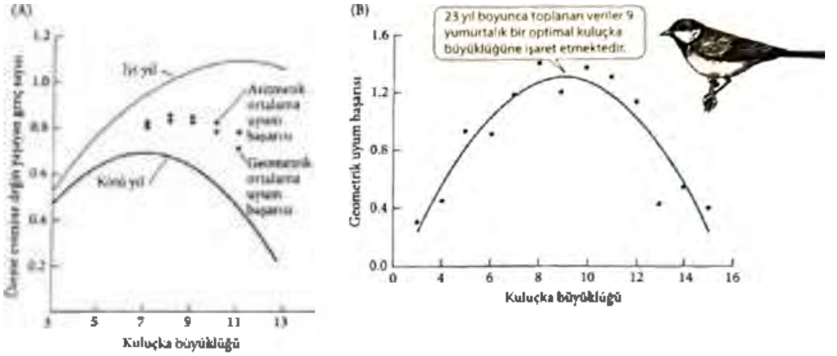
Diğer her şey eşit olduğunda, yüksek bir doğurganlığa sahip bir genotipin uyum başarısı düşük doğurganlığa sahip genotipinkinden daha yüksek olacaktır. O halde neden insan, albatros ve kiwi gibi bazı türlerin bu denli az yavrusu olmaktadır?

İngiliz ekolog David Lack (1954) bir kuşun optimal kuluçka büyüklüğünün yaşayabilen en yüksek yavru sayısına denk gelen yumurta sayısına eşit olduğunu ileri sürmüştür. Anababalar çok sayıdaki bireyi yeterli biçimde besleyemeyeceklerinden, çok sayıda bırakılan yumurtadan çıkarak yaşayabilen yavru sayısı daha makul sayıdaki yumurtadan çıkarak yaşayabilen yavru sayısından daha düşük olacaktır. Yavrunun yaşama şansındaki bu düşüşün kuşlardaki büyük kuluçka sayısının bedellerinden biri olduğu kanıtlanmıştır (Stearns 1992). Büyük baştankaralardaki (*Parus major*) üreme başarısını inceleyen uzun soluklu bir çalışma, tırtılların bol olduğu ve yavruların iyi beslendiği iyi geçen yıllarda mümkün olduğu kadar çok sa-



- Yüksek avlanma derelerindeki iki doğal toplumun ortalamaları ve düşük avlanma derelerindeki iki doğal toplumun ortalamaları karşılaştırmalı olarak gösteriliyor.
- Avcılardan 7 kuşak boyunca uzak tutulan deneysel bir toplum, yüksek oranda avlanılan dere aşağısındaki kontrol toplumu ile karşılaştırılmalı olarak gösteriliyor.
- Avcılardan 18 kuşak boyunca uzak tutulan deneysel bir toplum, yüksek oranda avlanılan dere aşağısındaki kontrol toplumu ile karşılaştırılmalı olarak gösteriliyor.

Şekil 17.10 Lepistes toplumlarının yüksek ve düşük avlanılma ortamlarındaki farklılıkları; bu farklılıklar doğadan yakalanan dişilerin ikinci kuşak yavrularının ortak yetiştirme havuzunda yapılan karşılaştırmaları ile belirlenmiştir. Yıldız işaretleri istatistiksel açıdan anlamlı farkları göstermektedir. Avlanmanın az olduğu toplumlarda evrimleşen özellikler: Erkeklerde (A) ve dişilerde (B) geç üreme olgunluğu; dişilerde üreme olgunluk yaşında büyük vücutlu olma (C); doğumda daha yüksek bir yavru döl büyüklüğüne sahip olma (D). (Veriler Reznick ve Travis 2002'den).



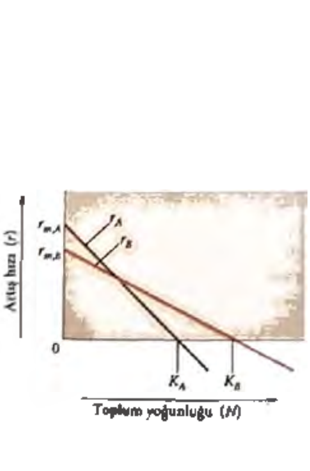
Şekil 17.11 Büyük baştankarada optimal kuluçka büyüklüğü. (A) Eğriler kuluçka büyüklüğü ile iyi ya da kötü geçen bir yılda yaşayabilen genç birey sayısı arasındaki ilişkiyi (saha çalışmasından elde edilen verilere dayanmaktadır) gösteriyor. İyi geçen yılda optimal yumurta sayısı 11 'dir. Besinin kısıtlı olduğu kötü geçen bir yılda ise bu sayı 7'dir. İyi ve kötü geçen yıllar aynı sıklıkta olduğunda, her bir kuluçka büyüklüğünü üreten kuşların aritmetik ve geometrik ortalama uyum başarılarının ne olduğu da gösterilmektedir. Bir fenotipin uyum başarısı kuşaklar boyunca değişiyorsa, birbirini izleyen değerler çarpımının kare kökü olan geometrik ortalama hesaplanır. (B) Farklı kuluçka büyüklüklerinin olmasından kaynaklanan uyum başarılarının geometrik ortalamaları; ortalamalar, bir büyük baştankara toplumunun 23 yıl ölçülen yavrudöl yaşayabilme değerlerine dayanmaktadır. Noktalara uydurulan eğri 9 yumurtalık bir optimal kuluçka büyüklüğüne işaret etmektedir. Bu toplumdaki gerçek kuluçka büyüklüğü ise 8.5'dir (Boyce ve Perrins 1987).

yıda yumurta bırakmanın yarar sağladığını, ancak kötü geçen yıllarda büyük kuluçkaların küçük kuluçkalara oranla daha az yaşayabilen yavru verdiğini göstermiştir (Şekil 17.11A). Yılların ortalaması alındığında, optimal kuluçka büyüklüğünün dokuz yumurta civarı olduğu saptanmıştır (Şekil 17.11B).

Büyük kuluçkalardan çıkan baştankara yavrularının ağırlığı küçük kuluçkalardan çıkanlarınkinden genellikle daha düşüktür. Anababaların yumurta sarısını, endospermi, gıdaları ya da diğer anababa bakımlarını (hepsine birden anababa **yatırımı** denir) sınırlandırmaları durumunda, yavruların sayısı ile büyüklüğü arasında negatif bir korelasyon olabilir ve başlangıçta büyük bir vücuda sahip olmak yaşayabilmeyi ve büyüme hızını genellikle artırır (örneğin insan ikizleri ortalama olarak, tek olarak doğan bebeklere oranla daha düşük doğum ağırlığına sahiptir ve insan dördüz ya da beşizlerinin yaşabilme düzeylerinin kötü şöhreti de herkesçe bilinir). Barry Sinervo (1990) yumurtalardan sarı maddeyi son derece küçük bir iğne ile çıkartarak, bir kertenkele türü olan *Sceloporus occidentalis* 'in yumurtadan çıkan yavru büyüklüğünü deneysel olarak değiştirmiştir. Küçük yapılı yavrular daha yavaş kaçmaktaydılar ve bu büyük olasılıkla doğadaki yaşama şansını azaltacak bir durumdur. Böyle durumlarda, dişilerin üreme başarısı—bir sonraki kuşağa bıraktıkları, *yaşayabilen* yavru sayısı—daha büyük yapılı ve yaşayabilmek için donanımlı olan makul bir sayıdaki yavru oluşturulmasıyla en yüksek duruma ulaşacaktır. İnsan gibi türlerin oldukça düşük doğurganlığının en akla yatan açıklaması budur.

Artış hızının evrimi

Bir genotipin *per capita* artış hızı (r) onun uyum başarısının ölçüsü olduğundan, türün her zaman yüksek artış hızları evrimleştireceğini varsayabiliriz. Bununla birlikte, gördüğümüz gibi, kısa bir ömür uzunluğu, düşük bir doğurganlık ve ertelenmiş bir eşeysel olgunluk-ki bunların hepsi r değerini düşürür-durumlarından her biri yarar sağlayabilmektedir. Böylelikle, nüfus artışının potansiyel hızı pek çok türde düşük düzeydeki değerlere evrimleşebilecektir; ve öyle de olmuştur. Kuşkuya yer bırakmayacak nedenlerden biri, toplumun gerçek artış hızı, r, **içsel artış hızından** (r_m) düşük olduğunda pek çok evrimleşmenin gerçekleşebilir olmasıdır; çünkü kaynak sınırlanması ya da avlanma gibi yoğunluğa bağımlı etkenler doğum oranlarını düşürürler ya da ölüm oranlarını artırırlar. Farklı genotipler toplum yoğunluğunun düşük olduğu durumlardan çok kalabalıklaşmış koşullarda en yüksek r değerine sahip olurlar; bu durum şekil 17.12'de gösterilmektedir. Toplum yoğunluğu dengeye (K) yaklaştığında, çekişmede diğerlerine üstün bir genotip pozitif toplum büyüklüğü elde ederken çekişmede zayıf olanların yoğunluğu giderek azalacak-



Şekil 17.12 Artış hızlarının yoğunluğa bağlı seçilimi modeli. Anlık artış hızı, r, toplum yoğunluğu (N) arttıkça A ve B genotipleri için düşmektedir. İçsel artış hızı, (r_m) yani son derece düşük toplum yoğunluğundaki nüfus artış hızı, B genotipi için düşüktür; ancak, yüksek yoğunlukta bu genotipin bir seçilim üstünlüğü vardır (Roughgarden 1971'den).

tır (negatif r değeri). Yoğunluğa bağımlı etkenler (bkz. 7. Bölüm) ile düzenlenen ve görece kararlı bir çevrede yer alan toplumlarda, avlanmanın ya da kaynaklar için çekişmenin etmenin yol açtığı ölüm erginlere oranla erginleşmemiş bireylerde daha ağırdır. Örneğin, olgun bir ormanda fidelerin ölüm oranı son derece yüksektir. Fakat bir fide körpe ağaç aşamasının ötesine geçip yaşayabildiğinde—belki de bir ağacın devrilmesiyle ışıklı bir alan açılmıştır—uzun bir ömrü olması olasıdır. Gördüğümüz gibi, bu koşullar yaşamın geç döneminde birden çok kez üremenin evrimleşmesini gözetecektir ve böylece uzun ömür uzunluğunun evrimleşmesini de sağlayacaktır. Dahası, çekişme koşulları altında olgunlaşmamış bireylerin yaşayabilmesi büyük yapılı olmakla artılabilmektedir ve dolayısıyla büyük yapılı yumurta ve birey meydana getirmek-ve onların az sayıda olması—yarar sağlayabilir. Böylelikle pek çok araştırıcı düşük içsel artış hızıyla ilişkili özelliklerin-ertelenmiş eşeysel olgunluk, az sayıda, büyük yapılı yavru oluşumu, uzun bir ömür—kararlı, çekişmenin olduğu ya da kaynak açısından yoksul olan yerlerde yaşayan türlerde büyük olasılıkla evrimleşeceği sonucuna varmıştır. Örneğin mağaralarda yaşayan kınkanatlı, balık ve diğer hayvan türleri genellikle yavaş gelişirler ve olağandışı düşük hızlarda büyük yapılı yumurtalar üretirler (Culver 1982).

Erkek üreme başarısı

Dişiler açısından tanımlanan yaşam öyküsü evrimi kuramının çoğu erkekler için de geçerlidir. Üremenin yüksek bir bedeli olması, örneğin, ertelenmiş eşeysel olgunluk ve tek bir kez üreme için bir seçilimin olmasını sağlayacaktır. Eşler için yapılan çekişme—eşeysel seçilimin temeli-sıklıkla yüksek bir bedel gerektirir (Andersson 1994). Büyük yapılı erkekler, ya da dişiler için olan çekişmeye daha fazla enerji yatıran erkekler, hem diğer erkekler ile olan mücadelede hem de dişileri kendilerine çekmede sıklıkla daha başarılıdır. (Şekil 17.13). Bu nedenlerden ötürü, pek çok türün erkeği dişisinden daha büyük yapılıdır ve üremeye daha geç yaşta başlar.

Üremenin bedeli erkek yaşam öyküsündeki bazı ilginç genetik çeşitliliklerin altını çizer. Bu tür çeşitliliklerden biri ALTERNATİF ÇİFTLEŞME STRATEJİLERİ'dir. Bazı türlerde büyük yapılı erkekler dişileri kendilerine çekmek için gösteri yaparlar ve/veya yaşam alanlarını savunurlar. Küçük yapılı erkekler bunları yapmaz ancak "sinsice" sokulup durarak, dişilerin yolunu keserek kendileriyle çiftleşmeleri için uğraşırlar. Bazı durumlarda, "sinsi" erkeklerin üreme başarısı gösterici erkeklerinkinden düşüktür, dolayısıyla davranışlarının uyumsal olduğu söylenemez; başarılı çekişmeci olmadıklarından dolayı, olasılıkla, kötü bir durumdan en iyiyi çıkarmaya çalışmaktadırlar. Diğer bazı durumlarda, bununla birlikte, sinsice sokulma stratejisi alternatif bir uyarlanma olarak gözükmektedir ve gösteri stratejisinin sağladığı uyum başarısının aynısını sağlamaktadır. Örneğin, pasifik somonunda (*Oncorhynchus kisutch*) iri, kırmızı "kanca burunlu" erkekler kanca gibi kıvrılmış çeneler ve genişlemiş dişler geliştirir ve dişiler için savaşırken, "fırsatçı" erkekler küçük yapılıdır, dişilere benzerler, savaşmazlar ve kanca burunlu erkeklerin üçte biri kadar yaşa geldiklerinde ürerler. Üreme yaşına dek yaşayabilme ve eşleşme başarısı sıklığı verilerine göre, bu iki tip erkeğin uyum başarıları hemen hemen birbirine eşittir (Gross 1984).

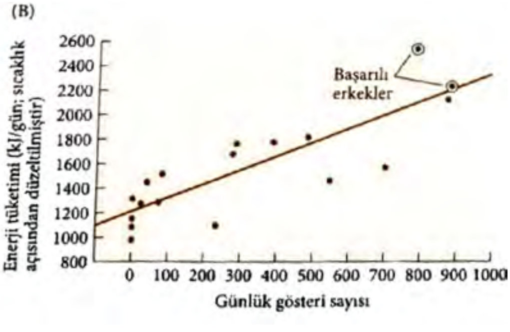
Bazı bitkiler, halkalı solucanlar, balıklar ve diğer canlılar eşey değişimi geçirirler (sıralı hermafroditlik). Yaşamı boyunca büyüyen türlerde, üreme başarısı yal-

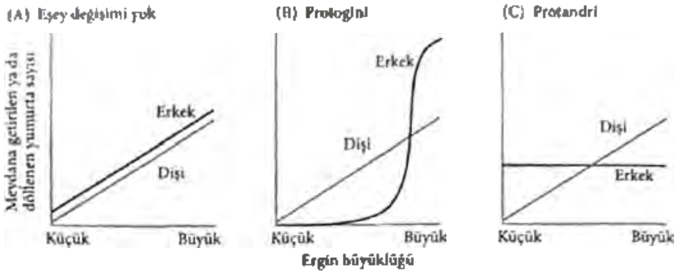
Şekil 17.13 Erkeklerin dişiler için çekişmesi büyük enerji tüketilmesini gerektirir. (A) Bir erkek orman tavuğu (solda) dişiler için bir arenada gösteri yaparlar. Bir ya da birkaç tane baskın erkek, arenayı ziyaret eden tüm dişiler tarafından eş olarak seçilebilir. Bu türün erkeklerinin dişilerden daha iri olduğuna dikkat edin. (B) Gösteri yapan erkek orman tavuğunun tükettiği enerji yapılan gösteri (çalımla kasıla kasıla yürümek) sayısıyla artar. Çalışılan grupta, yalnızca iki en etkin erkek başarılı biçimde eşleşmiştir (A © Peter Arnold, Inc./Alamy Images; B, Vehrencamp vd. 1989'dan).

(A)



(B)





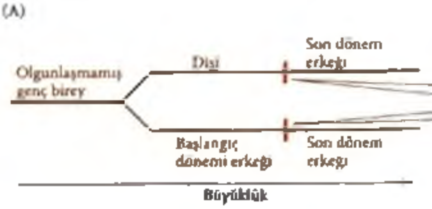
Şekil 17.14 Sıralı hermafroditlerde eşey değişimi evrimi modeli. (A) Üreme başarısı her iki eşeyde eşit olarak vücut büyüklüğü ile arttığında, eşey değişimi için seçilim olmaz. (B), dişi üreme başarısına göre erkek üreme başarısı daha dik biçimde arttığında dişilikten erkekliğe geçiş (protogini) optimaldir. (C) Erkeklerin, büyük bir vücuda eriştiklerinde, dişiye dönüştüğü zıt bir ilişki protandrinin evrimleşmesini kayırır (Warner 1984'den).

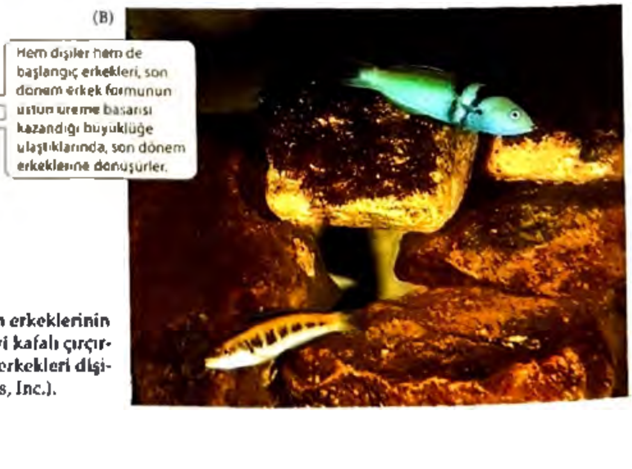
nızca eşeylerden birinde büyüklükle artıyorsa, eşey değişimi yarar sağlar (Şekil 17.14). Örneğin mavi kafalı çırçır balığında (*Thalassoma bifasciatum*) bazı bireyler yaşamlarına dişi olarak başlar ve sonra da yaşama alanını savunan parlak renkli "son aşama erkekleri" ne dönüşürler. Diğer bireyler yaşamlarına "başlangıç dönemi erkekleri" olarak başlarlar, dişilere benzerler ve gruplar halinde yumurta bırakırlar (Şekil 17.15). Bir dişi, iri bir son dönem erkeğinin tipik olarak döllediği kadar çoklukta yumurtayı genellikle üretmez. Hem dişiler hem de başlangıç dönemi erkekleri, son dönem erkeklerinin üstün üreme başarısı gösterdiği vücut büyüklüğü civarına ulaştıklarında, son dönem erkekleri haline gelirler (Warner 1984).

Üreme Biçimleri

Canlılar kimi zaman GENETİK SİSTEM adı verilen şey açısından büyük değişkenlik sergilerler: bir başka deyişle, eşeysel ya da eşeysiz üremeleri, kendilerini döllemeleri ya da dış döllenme yapmaları, hermafrodit ya da ayrı eşeyli olmaları bakımından. Bu özelliklerden her birinin neden ve nasıl evrimleştiğinin keşfedilmesi evrimsel biyolojideki en zorlu sorunlardan bazılarını oluşturmaktadır ve evrim üzerine yapılan en yaratıcı çağdaş araştırmaların bazılarının ilgi nesnesidir.

Genetik sistem genetik çeşitliliği etkiler ve elbette türün uzun dönem yaşayabilmesi için temel niteliktedir. Bu gerçek, yüzyılı aşkın bir süredir yeniden birleşimim ve eşeysel üremenin varlığının nedeni olarak vurgulanmaktadır. Ancak, gördüğümüz gibi, türün iyiliği çerçevesinde kurulan tartışmaların geçerliği şüphelidir çünkü bu tartışmaların temelinde genellikle zayıf bir evrimleşme etkeni olan grup seçilimi yer almaktadır. Sorun, o halde, toplumlar *içinde* işleyen doğal seçilimin genetik sistemin özelliklerini açıklayıp açıklayamadığıdır.





Şekil 17.15 (A) Mavi kafalı çırçırbalığında son dönem erkeklerinin geliştiği iki yolu gösteren diyagram. (B) Son dönem mavi kafalı çırçırbalığı erkeği (üstte) ve bir dişi (altta). Başlangıç dönemi erkekleri dişilere benzer (B © Greogry G. Dimijian/Photo Researchers, Inc.).

Mutasyon hızlarının evrimi

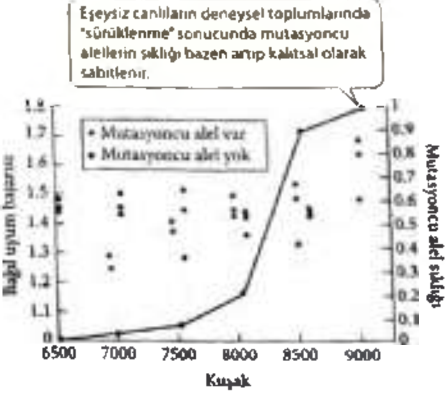
Bu sorunun doğasını kavrayabilmek için öncelikle mutasyon hızlarının evrimini göz önüne almamız gerekir. İki varsayım öne sürülmüştür: Mutasyon hızları bir tür optimal düzeye evrimleşmiş haldedir, ya da mutasyon hızları olası en düşük düzeye evrimleşmiş durumdadır. DNA onarımı verimliliği gibi etkenlerdeki çeşitlilik genomik mutasyon hızı için potansiyel genetik çeşitlilik sağlar. Optimal mutasyon hızı varsayımına göre, seçilim, etkinliği biraz düşük onarım enzimlerini kayırır. En düşük mutasyon hızı varsayımına göreyse, mutasyonlar ortaya çıkar çünkü onarım sistemi olabileceği en verimli durumdadır, ya da seçilim daha verimli bir onarım sistemine enerji yatırımını sağlayacak oranda güçlü değildir. Bu varsayıma göre, mutasyon süreci bir uyarlanma değildir.

Grup seçilimi optimal (sıfırdan büyük) bir mutasyon hızını kayıracaktır, çünkü genetik açıdan çeşitliliği bulunmayan türler ortadan kalkacaklar ve geriye yalnızca mutasyonun gerçekleştiği türler kalacaktır. Bu sürecin ne kadar hızlı gerçekleştiğini bilmemekteyiz çünkü çevre daha hızlı değiştikçe, yok olmayı engellemek için, mutasyon hızının da daha yüksek olması gerekir (Lynch ve Lande 1993).

Başka bir seçenek olarak, toplumlar *içindeki* evrimleşmenin mutasyon hızını nasıl etkilediğini sorabiliriz. Bunu, diğer genlerin mutasyon hızını etkileyen bir "mutasyoncu [mutator]" genin varlığını önererek yapabiliriz. Mutasyon hızını artıran mutasyoncu alellerin onları taşıyanların uyum başarısını sadece dolaylı yoldan etkilediğini kabul edelim. Bu durumda böyle bir mutasyoncu bir alelin sonu yeniden birleşim düzeyine bağlı olacaktır. Eşeysiz üreyen bir toplumda, mutasyoncu alelin sıklığı olasılıkla düşecektir çünkü bu alelin kopyaları yol açtıkları mutasyonlarla daima bağlantılı kalacaklardır, ve çok daha fazla mutasyonun olması uyum başarısının artması yerine azalmasına yol açacaktır. Mutasyoncu bir alelin sıklığının artması, o halde, yol açtığı mutasyon tarafından sürüklenmesiyle gerçekleşir.

Eşeyli üreyen bir toplumda, bununla birlikte, yeniden birleşim mutasyoncu aleli yarattığı yararlı mutasyondan kısa sürede ayıracak ve böylece alel yüksek sıklığa sürüklenmeyecektir. Zararlı mutasyonlar lokusların pek çoğunda meydana geldiğinden, mutasyoncu genellikle onlardan biri ya da diğeriyle bağlantılanacak ve bu nedenle sıklığı düşecektir. Böylelikle, *eşeysel üremenin olduğu toplumlarda gerçekleşen doğal seçilim mutasyon hızlarını artıran herhangi bir aleli eleme eğiliminde olur ve bu nedenle mutasyon hızları olası en düşük düzeye ulaşacak şekilde evrimleşirler*-mutasyon türün uzun dönemli yaşabilmesi için gerekli olsa da bu durum gerçekleşir. Sonuçta, pek çok evrimsel biyolog pek çok canlıdaki mutasyon varlığının bir uyarlanma olmaktan çok, DNA eşlenmesinin fizik ve kimyasından doğan kaçınılmaz bir etkisi olduğuna inanır (Leigh 1973; Sniegowski vd. 2000).

Gerçekten mutasyoncu aleller *Escherichia coli* bakterisinin bazı doğal toplumlarında belirgin sıklıklarda bulunur. *E.coli* çoğu kez eşeysiz olarak ürediğinden, mutasyoncu alellerin sıklıklarının deneysel toplumlarda bazen sabitlenmesi anlaşılır bir durumdur (Şekil 17.16). Bu artışların yeni ortaya çıkan yararlı aleller tarafından olan sürüklenme sonucunda oluşturulduğu gösterilmiştir (Shaver 2002).



Şekil 17.16 *Escherichia coli*'nin bir deneysel toplumunda, genom boyunca mutasyon hızını artıran bir mutasyoncu alelin sıklığı artmakta (noktalardan geçen çizgi) ve bir ya da birkaç yararlı mutasyon tarafından sürüklenerek sonunda kalıtsal olarak sabitlenmektedir. Mutasyoncu aleli taşıyan klonlar (kırmızı daireler) zaman geçtikçe uyum başarısında bir artış göstermişlerdir; aleli taşımayan klonların (yeşil daireler) uyum başarısı ise değişmemiştir. Eşeyli bir toplumda mutasyoncu bir alelin sıklığının artması beklenmez (Shaver vd. 2002'den).

Eşeyli ve eşeysiz üreme

Eşeysel birleşme genellikle iki eşey hücresinin taşıdığı iki genomun birleşmesi (SINGAMI) anlamına gelir; bu birleşmeyi bir süre sonra indirgemeli hücre bölünmesi (mayoz) ve eşey hücrelerinin oluşturulduğu (eşey hücresiogenez) süreçle rutin biçimde gerçekleştirilen INDİRGENME izler. Eşeysel birleşme sıklıkla-ama her zaman değil-iki birey arasındaki bir dış döllenmeyi içerir ancak bazı canlılarda kendini dölleme ile de meydana gelir. Eşeysel birleşme hemen her zaman alellerin AYRILMASI ve kapsamı büyük çeşitlilik göstermekle birlikte-lokuslar arasında YENİDEN BIRLEŞIM olması anlamına da gelir. Eşeysel üreyen canlıların pek çoğunda belirgin dişi ve erkek eşeyler vardır ve bunlar eşey hücrelerinin bir büyüklük farkı ile tanımlanır (ANIZOGAMI). *Chlamydomonas* ya da pek çok diğer alg gibi IZOGAMIK canlılarda birleşen hücreler aynı büyüklüktedir; böyle türler belirgin eşeylere değil, EŞLEŞME TIPLERI'ne sahiptirler. Bireylerin ya erkek ya da dişi olduğu söğütler ya da memeliler gibi türlere iki evcikli ya da GONOKORISTIK denir; güller ve toprak solucanları gibi, bir bireyin her iki eşey hücresi çeşidini üretebildiği türlere **hermafroditik** ya da iki eşeyin birlikte olduğu (co-sexuel) türler denilir.

Eşeysiz üreme **vejetatif çoğalma** ile gerçekleşebilir; zemin boyunca kökler salarak ya da filizler ile yayılan bitkilerde olduğu gibi, bir hücre grubundan yavru oluşur. Bir başka eşeysiz üreme biçimi **partenogenezdir**; yavru tek bir hücreden gelişir. En yaygın partenogenez çeşidi mayozun baskılandığı ve yavrunun döllenmemiş bir yumurtadan geliştiği biçim olan **apomiksis**'dir. Yumurtanın geliştiği hücre hattında gerçekleşmiş olması olası yeni mutasyonlar dışında, yavrular genetik açıdan ananın aynısıdır. Eşeysiz üreme ile oluşturulmuş ve bu nedenle genetik açıdan birbirinin hemen hemen aynısı olan bireylerin oluşturduğu hat bir KLON olarak adlandırılabilir.

Bazı taksonlarda, yeniden birleşim ve üreme biçimi oldukça hızlı şekilde evrimleşebilmektedir. *Drosophila*'nın laboratuvar toplumlarında yapay seçilimi kullanarak, araştırmacılar belirli lokus çiftleri arasındaki çarpaz-kesişim (kros-over) oranlarını değiştirmişler ve hatta, eşeysel üreyen atasoylardan yola çıkarak partenogenetik soylar dahi geliştirmişlerdir (Carson 1967; Brooks 1988). Eşeyli üreme yaptıkları bilinen pek çok bitki ve hayvan-kabuklulular ve böcekler gibi- türlerinde de eşeysiz üreyen toplumların olduğu bilinmektedir. Bununla birlikte, eşeysel üreme için gereken pek çok özelliğin eşeysiz üreme için evrimleşen toplumlarda hızla bozunduğu görülmektedir; bu nedenle, eşeysiz üremeden eşeyli üremeye dönüş olası değildir (Normark vd. 2003).

Eşeysellik sorunu

Yeniden birleşim ve eşeyselliğin varlığına ilişkin geleneksel açıklama, tür ister sabit ister değişmekte olan bir çevrede yer alsın, bunların türün uyarlanma hızını artırdığı ve böylece yok olma riskini azalttığı yönündedir. Eşeyselliğin gerçekten de uzun dönemli yararı olduğu, ökaryotlardaki eşeysiz üreyen hatların çoğunun eşeysel üreyen atalardan oldukça kısa bir süre önce geliştikleri yönündeki filogenetik kanıtlarla ve böyle hatların hâlâ bir zamanlar eşeysel işlevi olan yapıları içerdiklerinin gözlenmesiyle doğrulanmıştır. Bunun tipik bir örneği olarak, kara hindiba, *Taraxacum officinale* verilebilir. Kara hindiba tamamıyla apomiktiktir, bununla birlikte, *Taraxacum*'un eşeyli üreyen türlerine de çok benzerdir; işlevsiz stamenleri vardır ve eşeysel üreyen akrabalarında çapraz tozlaşma yapan böcekleri çekmek için kullanılan parlak renkli petallere benzeyen yapılara sahiptir (Şekil 17.17A). Eğer bir partenogenetik hat milyonlarca yıldır varlığını devam ettiriyorsa, eşeysel üreyen akrabalarından büyük oranda farklılaşmış olması ve morfolojik ve ekolojik açıdan farklı bir kola ayrılmış olması gerekir. Geçmişin derinliklerinde gerçekleşen ve bugüne dek varlığını devam ettiren bir eşeysizliğe işaret eden böyle bir farklılaşma ve çeşitlenme, bdelloid rotiferlerdeki gibi, yalnızca birkaç ökaryot grubunda bulunmaktadır (Şekil 17.17B; Normark vd. 2003). Tarihi gerilere uzanan yalnızca birkaç eşeysiz form bulunduğundan, çok uzun bir zaman önce ortaya çıkan eşeysiz hatların çoğu yok olmuş olmalıdır.

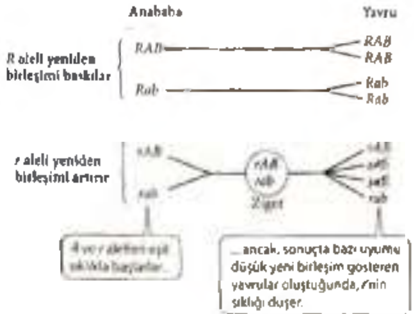
Çoğu partenogenetik hattın yakın tarihte ortaya çıkmış olması, eşeyli olmanın yok olma riskini azalttığına işaret etmektedir. Yaygın oluşunun nedeni bu ise, eşeyselliğin grup seçilimi ile evrimleşen birkaç canlı özelliğinden biri olduğu söylenebilir. Ancak yeniden birleşim ve eşeyliliğin aynı zamanda ciddi götürüleri vardır.

(A) (B)



Şekil 17.17 (A) Karahindiba *Taraxacum officinalis* tamamen eşeysiz olarak, apomiksis ile ürer. Tozlaştırıcı böcekleri çekmek için evrimleşmiş olan parlak renkli çiçek eşeysiz üremenin bu türde kısa zaman önce evrimleştiğine işaret etmektedir. Gerçekte, bu cinsin bazı türleri eşeysel olarak ürer. (B) Bdelloid bir rotifer.Rotiferlerin bu gurubu, çok uzun bir süredir partenogenetik durumda olduklarından, metazoonlar arasında sıradışı bir konumdadır (A, fotoğraf © Painet, Inc.; B, © Eric V. Gravé.).

Bunlarda biri, *yeniden birleşimin uyumsal gen birlikteliklerini bozmasıdır*. Örneğin, (9. Bölüm'den anımsarsanız) çuhaçiçeği *Primula vulgaris*'te küçük stilleri ve uzun stamenleri olan bitkiler gen birleşimi *GA* olan bir kromozom taşırken, uzun stilleri ve kısa stamenleri olanlar ise *ga* birleşimi için homozigotturlar. Bu birleşimler uyumsaldır çünkü her biri diğeri ile başarıyla çaprazlanabilmektedir; ancak yeniden birleşim *Ga* birleşimleri oluşturur. Böyle bitkilerin hem stamenleri hem de stilleri kısadır ve daha az başarılı biçimde tozlaşırlar. Genel olarak, eşeysiz üreme uyumsal gen birlikteliklerini korurken eşeysel üreme bu birliktelikleri yıkar ve genler arasındaki bağlantı dengesizliğini azaltır. Yeniden birleşimi (belki kros-over oranını yükselterek) arttıran bir alelin sıklığı-eğer alel uyum başarısını düşüren gen birleşimleri ile ilişkili ise- düşebilecektir (Şekil 17.18).



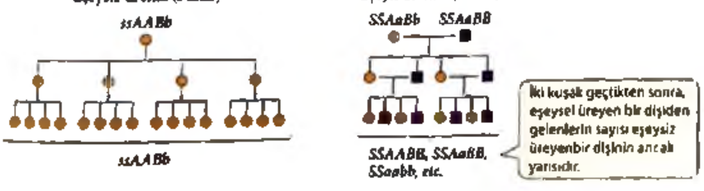
Şekil 17.18 *Ab* ve *aB* alel birleşimlerinin uyum başarısı *AB* ve *ab*'den düşük olduğunda,yeniden birleşimi artıran bir *r* aleline karşı gerçekleşen seçilim. Atasal kuşakta *R* ve *r*'den ikişer kopya bulunuyor. Eşeyliliği ve yeniden birleşimleri baskılayan *R* alelinin sıklığı, avantajlı *AB* ve *ab* genotipleriyle olan genetik bağlantısından dolayı artar. Alttaki çizim alg gibi canlılarda, diploit bir zigotun indirgemeli hücre bölünmesi (mayoz) geçirdiği ve büyük bölümünde haploit olduğu yaşam döngüsünü gösteriyor. Yaşam döngüsünün diploit döneminin baskın olduğu canlılar için de aynı kural geçerlidir.

Eşeysel üreme, varlığını biyolojideki en zorlu bilmecelerden biri haline getiren büyüklükte ikinci bir kayıba da sahiptir. Bu, EŞEYİN BEDELİ adı verilen kayıptır. Biri eşeyli, diğeri eşeysiz üreyen ve doğurganlıkları eşit olan iki dişi genotip varsayalım. Pek çok eşeyli türde yavruların yalnızca yarısı dişidir. Bununla birlikte, eşeysiz üreyen bir dişinin tüm yavruları dişidir (annelerinin eşey-belirleyen genlerini alırlar). Eşeyli ve eşeysiz üreyen dişilerin doğurganlıkları aynı ise, eşeyli bir dişi eşeysiz bir dişinin sahip olacağının ancak yarısı kadar toruna sahip olacaktır (Şekil 17.19). Bu nedenle, eşeysiz bir genotipin artış hızı eşeyli bir genotipinkinin yaklaşık olarak iki katıdır (diğer her şey eşit olduğunda). Böylece, eşeysiz bir mutant alel, eşeysel bir toplumda ortaya çıktığında, sıklığı hızla sabitlenecektir. Uzun vadede, elbette ki, eşeysizliğin evrimleşmesi bir toplumu yok oluşa sürükleyecektir. Ancak eşeysizliğin bu iki katlı yararı göz önüne alındığında, toplumlar içinde, apomiktik genotiplerin eşeysel genotiplerin yerini almasını önleyecek sıklıkta yok oluş gerçekleşmesi şüpheli gözükmektedir. Sorun, bu nedenle, eşeyli olmanın, kısa vadeli olumsuzluklarını ortadan kaldıracak herhangi bir *kısa vadeli getirisi* olup olmadığının keşfedilmesidir (Maynard Smith 1978; Charlesworth 1989; Kondrashov 1993).

Eşeyliliğin ve yeniden birleşimin getirisi üzerine olan hipotezler

Yeniden birleşim ve eşeyliliğin yaygınlığına ilişkin pek çok açıklama yapılmıştır (Kondrashov 1993). Ancak bunların çoğu aşağıdaki konular üzerine yapılan çeşitlemelerdir:

HASAR GÖRMÜŞ DNA'nın ONARIMI. Yeniden birleşimin olası bir yararı, bir DNA molekülündeki kırılmaların ve diğer hasarların benzeşik kromozomdaki bozulmamış dizi kopyalanarak onarılabilmesidir (Bernstein ve Bernstein 1991). Bu hipoteze göre, yeni gen birleşimlerinin oluşması, yeniden birleşim ve eşeyliliğin *raison d'être*'ü [varlığının temel nedeni] değil, DNA onarımının moleküler mekanizmasının bir yan ürünüdür. Ancak, bu hipotez indirgemeli hücre bölünmesi ve singaminin ayrıntılı mekanizmasını açıklamakta başarısızdır ve bu nedenle pek çok evrimsel biyolog çoğu türde eşeyliliğin devam ettirilmesinin çeşitlilik ve seçilimi dahil eden başka nedenleri olduğuna inanmaktadır (Maynard Smith 1988; Barton ve Charlesworth 1998).



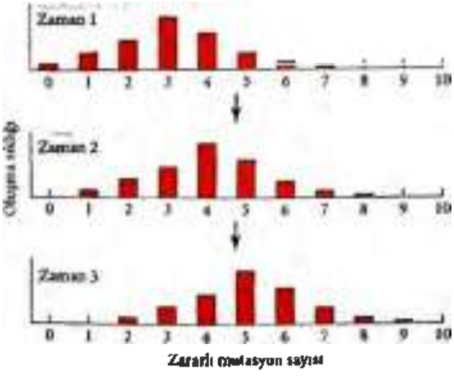
Şekil 17.19 Eşeyliliğin bedeli. Eşeysel üremeyi şifreleyen bir *S* alelinin, eşeysiz üremeyi şifreleyen *s* aleline karşı zararı. Daireler dişileri, kareler erkekleri simgeliyor. Aynı toplumda yer alan iki dişiden her biri uyumu eşit olan dört yavru meydana getirmekte, ancak *S* alelinin sıklığı, erkeklerin ortaya çıkışıyla, ilk kuşaktan üçüncü kuşağa dek geçen sürede üçte ikiden üçte bire düşmektedir. Bununla birlikte, *aabb* gibi yeniden birleşim gösteren bir genotipin diğerlerine oranla daha yüksek yaşarlığa sahip olması yönünde bir çevresel değişiklik olduğunda, *S* aleli artacaktır.

KARDEŞ ÇEKİŞMESİ. Genotiplerin kısıtlı kaynakları kullanma açısından farklı olduklarını varsayalım. Eğer kardeşler arasında kaynaklar için bir çekişme varsa, o zaman, bir habitat parçası eşeysel üreyen bir aileden gelen yavruları, eşeysiz üreyen aileden gelen yavrulara oranla daha yüksek oranda içerecektir. Bunun nedeni, genetik olarak birbirinin aynı olan eşeysiz kardeşlerin daha yoğun biçimde çekişeceğidir (Williams 1975; Bell 1982). Bununla birlikte, kardeş çekişmesi evrensel bir olgu olmaktan hayli uzaktır ve bu nedenle eşeysel üremenin türler arasında yaygın oluşunu açıklayamaz (Barton ve Charlesworth 1998).

MÜLLER'İN MANDALLI ÇARKI: MUTASYONLA BOZUNMANIN ÖNLENMESİ. Radyasyonun mutasyon oluşturan etkilerini keşfetmedeki rolünden dolayı Nobel Ödülü kazanan Herman Muller (1964), MÜLLER'İN MANDALLI ÇARKI adıyla anılan bir hipotez ortaya koymuştur (Şekil 17.20). Eşeysiz üreyen bir toplumda, çeşitli lokuslarda meydana gelen zararlı mutasyonlar 0,1,2,...*m* tane mutasyon taşıyan bir genotipler tayfı yaratır. Bireyler atalarının taşıdıklarından daha fazla mutasyon taşırlar (yeni mutasyonlardan dolayı), ancak daha azını taşımazlar. Böylece sıfır mutasyon sınıfı zamanla sayıca azalır çünkü bu sınıfın üyelerinde yeni zararlı mutasyonlar olmaktadır. Dahası, sıfır mutasyon sınıfı, üstün uyum başarısına rağmen, sonlu bir toplumda gerçekleşen genetik sürüklenmeden ötürü rasgele olarak da ortadan kalkabilir (toplum ne kadar küçükse bunun olma olasılığı o kadar büyüktür). Böylelikle, kalan toplumların en az bir mutasyona sahip olmaları beklenir. Er ya da geç, aynı sürüklenme süreci sonunda, bir—mutasyonlu sınıf da ortadan kalkar ve geriye kalan bireyler en az iki mutasyon taşır. Üstün genotiplerin rasgele ortadan kalkışı devam eder ve bu geri dönülemez bir süreçtir—yani bir mandallı çarktır (çarkın bir yöne dönmesine izin veren fakat geri dönmesini engelleyen bir mekanizma). Uyum başarısındaki bu düşüş toplum büyüklüğünü düşürebilir ve bu da en az-mutasyonla yüklü genotiplerin genetik sürüklenme ile yitirilme hızını arttıracaktır. Böylece, yok oluşa götüren bir hızlandırılmış uyum başarısı düşüşü—bir "mutasyonlu erime"-söz konusu olur (Lynch vd. 1993). Bunun tersine, *eşeysel üreyen bir toplumda yeniden birleşim en az-mutasyonla yüklü sınıfları yeniden oluşturur;* bunun nedeni, yararlı alellerin yeni birleşimlerine sahip yavruların yeniden birleşimle oluşturulabilmesidir.

Müller'in çarkı ile uyum başarısında gerçekleşen düşüş yavaş olacaktır. Bu nedenle, bu hipotezin öngördüğü eşeylilik getirisinin, eşeyli olmanın iki katlı bedelini dengelemesi olanaklı değildir. Bununla birlikte bu hipotez, kısmen de olsa, eşeysel üreme yapan hatların eşeysizlere oranla daha uzun yaşayabilmesini açıklayabilmektedir.

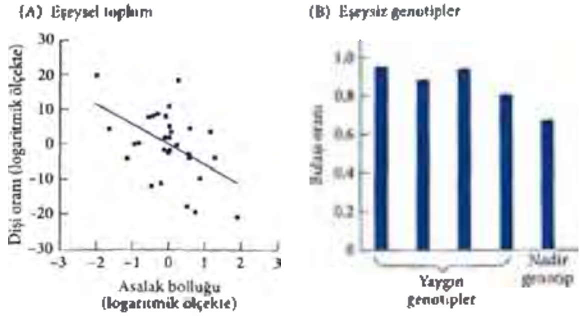
Şekil 17.20 Müller'in çarkı. Bir eşeysiz toplumda, farklı sayıda (0-10) zararlı mutasyon taşıyan bireylerin sıklığı üç ardışık zaman açısından gösterilmektedir. En düşük mutasyon yüküne (en üstteki grafikte 0; ortadakinde 1)) sahip sınıf, hem genetik sürüklenme yüzünden hem de yeni mutasyonların oluşmasından ötürü zamanla yiter. Eşeyli bir toplumda, 0 sınıfı tekrar oluşur; bunun nedeni, farklı mutasyonlar taşıyan 1 mutasyonlu sınıftaki genomlar arasındaki yeniden birleşimin, mutasyon taşımayan yavrular oluşturmasıdır (Maynard Smith 1988'den).



RASGELE OLMAYAN MUTASYONLU SÜREÇ. Farklı lokuslarda meydana gelen zararlı mutasyonların tek bir genotipte bir araya geldiklerinde uyum başarısını ayrı ayrı yapacaklarından daha fazla azalttıklarını varsayalım-yani bu mutasyonlar "sinerjistik etkileşim" göstersinler. Alexey Kondrashov (1988) böyle mutasyonların, eşeyli toplumda yeniden birleşim onları bir araya getireceği için, eşeyli toplumlarda eşeysizlere oranla daha hızlı eleneceğine dikkati çekmiştir. Böylece, bir eşeysel toplumun ortalama uyum başarısı ($\bar{w}$) eşeysiz bir toplumunkine oranla, olasılıkla, daha yüksek bir düzeyde tutulacaktır. Kondrashov, genom başına her kuşakta en az bir tane zararlı mutasyon olduğunda, bu etkinin eşeye sahip olmanın iki katlı bedelini dengeleyeceğini göstermiştir. Zararlı mutasyon hızının eşeyliliğin bedelini karşılayacak oranda yüksek olup olmadığı bilinmemektedir. Dahası, *Escherichia coli* bakterisinde zararlı mutasyonlar, modelin gerektirdiği, uyum başarısına etkileyen sinerjistik etkilere sahip görünmemektedir (Elena ve Lenski 1997).

DALGALANAN ÇEVRELERE UYARLANMA. Çokgenli bir özelliğin denge kurucu seçilim altında olduğunu ancak optimum özellik durumunun dalgalanan bir çevreden dolayı dalgalandığını varsayalım (Maynard Smith 1980). *A, B, C, D*... allellerinin vücut büyüklüğü gibi bir özelliği birikimsel artırdığını ve *a, b, c, d*... alellerinin ise azalttığını kabul edelim. Orta büyüklükte bir vücut için olan denge kurucu seçilim değişkeyi [varyans] azaltır ve negatif bağlantı dengesizliği yaratır, ve böylece *AbCD* ve *aBcD* gibi birleşimler aşırı miktarda bulunur (bkz. 13. Bölüm). Seçilim daha büyük vücudu gözetecek

şekilde değişirse, *ABCD* gibi birleşimler eşeysiz toplumda bulunmazlar, ancak eşeyli bir toplumda fazla ortaya çıkabilirler. Bu kapasite eşey varlığı açısından uzun vadeli bir yarar (toplumun daha yüksek bir hızla uyarlanması) sağlamakla kalmaz aynı zamanda kısa vadeli bir yarar da sağlar çünkü eşeysel üreyen anababalar eşeysiz üreyenlerinkine oranla daha çok yavru yaparlar. Bu hipotezin işlemesi için, seçilimin oldukça sık olarak dalgalanması ve bir etkenin de genetik çeşitliliği devam ettirmesi gerekmektedir; çünkü denge kurucu seçilimin sabit optimal bir fenotip için uzun dönem devam etmesi homozigot bir genotipin sabitlenmesine yol açacaktır (AABBccdd gibi) (Bkz. 13. Bölüm).



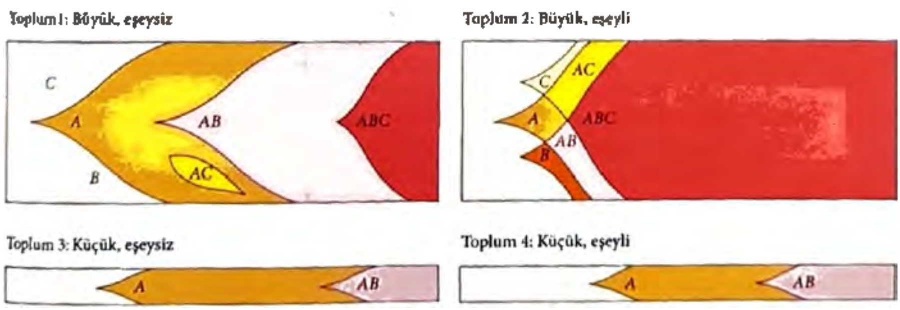
Şekil 17.21 Asalak bir trematodun neden olduğu seçilimin, hem eşeysel hem de eşeysiz genotipleri olan bir tatlısu salyangozunda eşeysel üremeyi kayırabileceğine ilişkin kanıt. (A) Azalmış dişi oranının gösterdiği gibi, yüksek asalak varlığına maruz bırakılmış yerel toplumlarda eşeysel genotiplerin oranı daha yüksektir. (B) Farklı eşeysiz genotipleri olan salyangozlar trematodlara maruz bırakıldığında, nadir genotipler, yaygın dört genotipi taşıyanlara oranla daha az asalakla bulaşır (A, Jokela ve Lively 1995'den; B, Lively ve Dybdahl 2000'den).

Popüler olan bir olasılığa göre, genetik çeşitliliğin devamı, ve eşeyliğin gözetilmesi, asalaklar tarafından gerçekleştirilmektedir. Dirençli konak bir genotipin (diyelim ki, *ABCD*) sıklığı arttıkça ona saldırmak üzere bir asalak evrimleşebilir. Daha az yaygın konak genotiplerine (*abCD* gibi) saldırabilen asalak genotipleri böylece nadir hale gelirler ve bu nedenle az yaygın konak genotipleri daha yüksek uyum başarısına sahip olurlar ve sonuçta sıklıkları da artar. Asalak ve konak arasındaki bu birlikte evrimleşme döngüsünün devam etmesi eşeysellik için bir seçilim meydana getirebilir ki bu da nadir alel birleşimlerinin devamlı biçimde yeniden oluşturulmasını sağlayacaktır. Asalaklara biçilen bu rol, doğal düşmanları ya da çekişenlerindeki evrimsel değişime ayak uydurmak için bir türün sürekli olarak evrimleşmesi gerektiğini söyleyen Kızıl Ece hipotezinin bir örneğini oluşturur (bkz. 7. Bölüm).

Eşeysellliğin yararı açısından ele alınan Kızıl Ece hipotezi, asalaklar tarafından oldukça güçlü bir seçilimi öngören türden özel koşullar altında geçerli olabilir (Otto ve Nuismer 2004), ancak gerçekleşebileceğine ilişkin bazı kanıtlar da vardır (Jokela ve Lively 1995; Lively ve Dybdahl 2000). Örneğin, tatlı su salyangozu olan *Potamopyrgus antipodarum*'un eşeysel formu, trematod bir asalağın bol olduğu yerlerde eşeysiz formdan daha bol olarak bulunur (Şekil 17.21A). Kızıl Ece hipotezinden beklenilene uygun şekilde, bu salyangozun yaygın eşeysiz genotipleri nadir bulunan klonlarına oranla aynı yurtlu trematodlardan daha ağır biçimde etkilenirler (Şekil 17.21B). Ancak asalak-konak birlikte evrimleşmesinin, hipotezin gerektirdiği zaman ölçeğinde sıklıkla gerçekleştiği herhangi bir şekilde açık değildir.

YÖNLÜ SEÇİLİM ALTINDA ARTAN UYARLANMA. Eşeyli olmanın sağladığı en açık ve tartışmasız yarar, yeni mutasyonların ya da nadir alellerin bir araya getirilmesiyle yeni çevresel koşullara uyarlanmanın arttırılmasıdır. Eşeysiz bir toplumda, *A* ve *B* yararlı mutasyonlarının bir araya gelmesi, ancak önceden *A* mutasyonuna sahip yayılmakta olan bir soyhattında ikinci bir mutasyonun (*B*) oluşmasıyla (ya da tersiyle) mümkündür. Eşeyli bir toplumda, farklı hatlarda oluşmuş olan *A* ve *B* mutasyonları hızla biraraya gelecektir (Şekil 17.22). Bununla birlikte, evrimleşme hızında böyle bir farkın oluşması yalnızca büyük toplumlar açısından geçerlidir.

Şekil 17.22 Yeniden birleşimin evrim hızı üzerine etkisi. *A*, *B* ve *C* birliktelikleri üstünlük sağlayan yeni mutasyonlardır. Eşeysiz toplumlarda (1 ve 3) *AB* (ya da *ABC*) kombinasyonları, ikinci mutasyon (örn., *B*) birinci mutasyonu (*A*) taşıyan bir hatta oluşmadıkça gerçekleşmeyecektir. Büyük, eşeyli bir toplumda (2), birbirinden bağımsız mutasyonlar, bir hatta yeniden birleşimle daha hızlı biçimde biraraya getirilebilir; bu nedenle uyarlanma daha hızlı olur. Küçük, eşeyli toplumlarda (4), yararlı mutasyonların oluması için geçmesi gereken zaman uzundur ve bu nedenle eşeyli bir toplumun uyarlanması eşeysiz bir toplumunkinden daha hızlı değildir (Crow ve Kimura 1965'ten).



Küçük toplumlarda mutasyonlar o denli azdır ki, toplum eşeysiz ya da eşeyli olsun, birincinin (*A*), ikinci (*B*) oluşmadan önce seçilimle sabitlenmesi mümkün olur. Bu nedenle, yeniden birleşim uyumsal evrimi arttırabilir ya da arttırmayabilir.

Bu hipotez deneysel olarak doğrulanmıştır. Örneğin, bir tek hücreli yeşil alg olan *Chlamydomonas reinhardtii*'nin eşeyli toplumları, laboratuvarda, eşeysiz toplumlara oranla daha hızlı biçimde yüksek uyum başarısı evrimleştirmişlerdir; üstelik, hipotezin beklentilerine uygun şekilde, bu etki küçük toplumlarda değil büyük toplumlarda gözlenmiştir (Colegrave 2002). Eşeysiz toplumların daha yavaş uyarlanmaları onlarda görülen yüksek yok oluş oranının olası başlıca nedenidir ki bu pek çok eşeysiz ökaryotun kısa dönem önce ortaya çıkmış olmasıyla gösterilmiştir. Ancak yönlü seçilimin, eşeyliliğin bedelini karşılamak için, kısa dönemli yararı sağlayacak yeterlilikte sık gerçekleştiği söylenemez.

Bu hipotezlerden herhangi birinin eşeyliliğin yaygın oluşunu tek başına açıkladığını göstermek güç olmuştur; büyük olasılıkla çeşitli etkenlerin birlikte etkisi genellikle söz konusudur (bkz. West vd. 1999). Eşeylilik sorusunu yanıtlamak için, hem daha iyi genetik verilere (örn. mutasyon hızları üzerine olanlara) hem de seçilimin doğal toplumlarda daha çok çalışılmasına gereksinim vardır.

Eşey Oranları, Eşey Paylaştırması ve Eşey Belirlenimi

Büyük eşey hücrelerine (yumurtalar) karşılık küçük eşey hücrelerinin (sperm) olması iki farklı eşeyi tanımlar. Niye farklı eşeyler vardır? Bir genotip eşey hücrelerinin büyük oluşuyla yavruların yaşayabilmesini arttırdığı için kayrıldığında, bir diğer genotip de çok sayıda eşey hücresi yapabildiği için kayrıldığında, anizogaminin evrimleşeceğini modeller göstermektedir. Üçüncü bir tip, orta boy eşey hücresi üreten bireyler, ne büyük olmanın getirisinden ne de çok sayıda üretmenin getirisinden yararlanabilirler. Bu nedenle, büyüklükleri birbirinden oldukça farklı iki eşey hücresi çeşidinin evrimleşmesi beklenir (Charlesworth 1978).

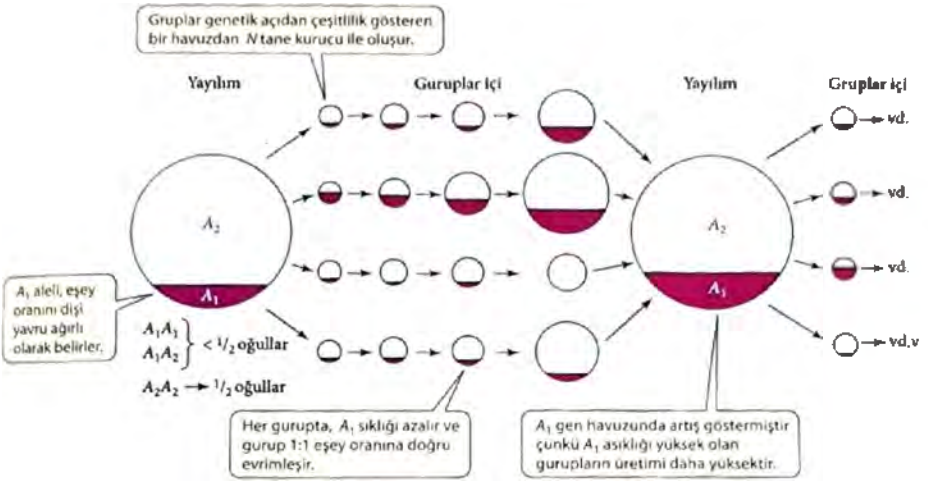
İki eşey hücresi çeşidinden yola çıkarak, neden bazı türlerin hermafrodit neden diğerlerinin iki evcikli ve neden iki evcikli türlerde eşey oranının bazı türlerde yaklaşık 0.5 (1:1), neden diğerlerinde öyle olmadığını anlamak isteriz. Eşey paylaştırması kuramı böyle çeşitlilikleri açıklamak için geliştirilmiştir (Charnov 1982; Frank 1990).

Eşey oranlarının evrimi

Eşey oranı erkeklerin oranı olarak tanımlanır. 12. Bölümde olduğu gibi, bir toplumdaki eşey oranını (TOPLUM EŞEY ORANI) tek bir dişi bireyin yavrularından hesaplanan eşey oranından (BIREYSEL EŞEY ORANI) ayırıyoruz. 12. Bölümde, büyük ve rasgele eşleşen bir toplumda erkek ağırlıklı eşey oranı sağlayan bir genotipin, toplumdaki eşey oranı dişi ağırlıklı ise, yarar sahibi olacağını gördük (tersi olduğunda da durum aynıdır); bunun nedeni, azınlıktaki eşeyden olan her bir bireye ait yavru sayısının çoğunluk eşeye ait her bir bireyin yavru sayısından daha çok olmasıdır. Birey başına en yüksek torun sayısına sahip olacağı için, bireysel eşey oranı 0.5 olan bir genotip bir EKS'dir (evrimsel açıdan kararlı strateji) (bkz. Şekil 12.18).

Pek çok türde, bununla birlikte, büyük bir toplumun üyeleri arasındaki eşleşmeler rasgele gerçekleşmeyip bir ya da birkaç kurucu bireyden köken alan küçük yerel gruplar içinde gerçekleşir. Bir ya da birkaç kuşak sonra, yavrular topluma serbestçe katılır ve sonra yaşam alanlarını kolonize eder ve döngü tekrar başlar. Örneğin, pek çok asalak yaban arısı türünde bir ya da birkaç dişinin yavruları tek bir konaktan çıkarlar ve neredeyse anında birbirileriyle eşleşirler; ardından kızkardeşler yeni konaklar aramak üzere etrafa dağılırlar. Böyle türlerde eşey oranı dişi ağırlıklıdır.

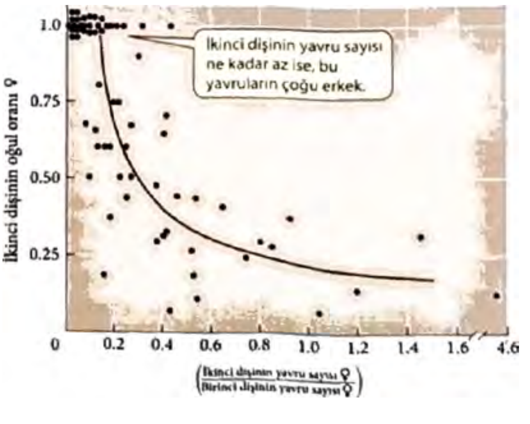
William Hamilton (1967) böyle "sıradışı eşey oranlarını" YEREL EŞ ÇEKIŞMESI ile açıklamıştır. Büyük bir toplumdaki bir dişinin oğulları diğer pek çok dişinin oğullarıyla eş çekişmesine girerlerken, anneleri tarafından kurulan yerel bir gruptaki oğullar yalnızca birbirileriyle çekişirler. Kurucu annenin genleri en bol biçimde kızlar oluşturularak çoğaltılabilir, oğullar ise sadece bu kızların hepsini dölleyebilecek sayıdadır. Daha fazla oğul oluşturmak boşa tekrar anlamına gelir çünkü varolanların hepsi annelerinin genlerini zaten taşımaktadır. Bu durumu ele almanın bir diğer yolu, bireysel eşey oranları dişi ağırlıklı olan genotiplerin kurduğu gruplarda topluma katılan birey (ve genlerin) sayısının, eşit ağırlıklı genotipler tarafından kurulan grupların katkısından daha çok olduğunu kavramaktan geçmektedir. Yerel



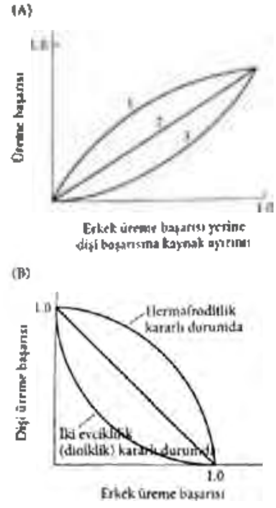
Şekil 17.23 Yerel gruplara ayrılan ancak dönemsel olarak tek bir yayılan havuzu oluşturan bir toplumda dişi ağırlıklı bir eşey oranının evrimleşme modeli. Her dairenin koyu siyah bölümü, kız çocuk ağırlıklı bireysel eşey oranı oluşturan bir alel olan A_1'in sıklığını göteriyor. Her dairenin büyüklüğü bir gurubun ya da toplumun büyüklüğünü simgeliyor. Genetik açıdan çeşitlilik gösteren bir havuzdan gelen bir ya da birkaç bireyle guruplar kuruluyor. A_1 sıklığı gruplar arasında şansa bağlı olarak değişkenlik sergiliyor. A_1'in sıklığı birkaç kuşaklık zaman diliminde azalmakla birlikte, A_1' in sıklığı ne kadar yüksek ise gurup büyüklüğünün artışı o denli yüksek olmaktadır (Kız çoçukların daha çok üretilmesinden dolayı). Gruplardan bireyler meydana geldiğinde, yayılan bireylerden oluşan bir havuz ortaya çıkar ve burada A_1'in sıklığı bir önceki yayılımdan sonra artışa geçer (Wilson ve Colwell 1981'den).

gruplar arasındaki dişi üretim farkları, toplumda tamamen dişi ağırlıklı alellerin sıklığını artırır (Şekil 17.23; Wilson ve Colwell 1981). Bir grubu kuranların sayısı ne kadar büyükse, optimal eşey oranına yaklaşmanın o denli mümkün olduğu söylenebilir.

Bu kuramı destekleyen en iyi kanıtlar *Nasonia vitripennis* gibi asalak yaban arılarındaki uyumsal esneklik olgusundan sağlanmaktadır. Bir ya da daha fazla dişinin yavruları bir sineğin pupasında gelişirler ve pupadan çıktıktan hemen sonra birbirileriyle eşleşirler. Yukarıda tanımlanan kuram çerçevesinde, dişilerin oğullardan daha çok sayıda kız üretmesini bekleriz ancak aynı zamanda bir konakta gelişen ailelerin sayısına bağlı olarak eşey oranının artmasını da bekleriz. Dahası, bir konağa yumurta bırakan ikinci bir yaban arısı önceki asalaklığın farkına vardığında, onun bireysel eşey oranını birinci dişininkinden daha yüksek bir değere ulaştırmasını bekleriz. John Werren (1980) ikinci bir dişinin sahip olacağı optimal bireysel eşey oranını kuramsal olarak hesaplamış, sonra da bir göz rengi mutasyonu ile tanınabilen *Nasonia* soylarının karşısına sinek pupalarını koyarak ikinci dişilerin bireysel eşey oranlarını ölçmüştür. Genel olarak, elde ettiği veriler kuramsal beklentiyle oldukça iyi biçimde uyuşmaktadır (Şekil 17.24).



Şekil 17.24 Dişilerin genellikle aynı konakdan çıkan erkeklerle eşleştiği asalak bir yaban arısında bireysel eşey oranının uyumsal düzenlenmesi. Diğer bir dişinin hali hazırda yumurta bıraktığı bir sineğin pupasına yumurta bırakan "ikinci" bir dişinin yavruları arasındaki oğul oranı ile onun konaktaki yavruları arasındaki ilişki noktalarla gösterilmektedir. Eğri çizgi, ilk dişiden türeyenlerin eşey oranının ve iki dişinin yavrularının göreli sayılarının bir fonksiyonu olarak, ikinci dişiden türeyenlerde kuramsal olarak beklenen bireysel eşey oranını göstermektedir. İkinci dişinin yavrudölü toplamın ancak küçük bir bölümüyse, bu dişinin optimum "stratejisi" çoğunlukla oğul üretmek olacaktır ki bunlar da, potansiyel olarak, ilk dişiden gelen dişi yavrudölün pek çoğunu dölleyecektir. Beklentiye uygun şekilde, ikinci dişinin yavrudölü ne kadar az ise, onların çoğu erkek olmaktadır (Werren 1980'den).



Şekil 17.25 Eşeye paylaştırım kuramı. (A) Bir başka işlevden çok tek bir eşeysel işleve (diyelim ki, dişi) ayrılan kaynaklar oranının fonksiyonu olarak bir bireyin üreme başarısı. Bu eşeysel işleve ayrılan kaynağın arttırılması azalan (1), doğrusal (2) ya da artan (3) bir üreme başarısı eklesi sağlayabilir. (B) Dişi işleviyle ekle edilen üreme başarısının erkek işleviyle elde edilene karşı çizimi. Kaynaklar bu işlevler arasında paylaştırıldığından, bir bireyin her bir eşeysel işlevle elde ettiği üreme başarısı arasında bir değiş-tokuş vardır. Üreme başarısı ile ayrılan kaynak arasında doğrusal bir ilişki olduğunda (A'daki eğri 2), bu değiş-tokuş doğrusaldır ve değiş-tokuş eğrisi üzerindeki her bir noktada erkek üreme başarısı 1.0'e eşittir. Üreme başarısıyla elde edilen kazanç bir eşeye ya da diğerine ayrılan kaynağın azalan bir fonksiyonu ise (A'daki eğri 1), bir hermafroditin uyum başarısı tek eşeyli bir bireyinkini geçecektir (Üreme başarısı bir eşeysel işlevsel için 1.0, diğeri için 0 olmak üzere). Eğer üreme başarısı ayrımın artan bir fonksiyonu ise (A'daki eğri 3), değiş-tokuş içbükeydir, ve iki evciklilik kararlı durumdadır-bir başka deyişle, bir hermafroditin uyum başarısı her bir iki evcikli tipinkinden düşüktür (Thomson ve Brunet 1990'dan).

Eşey paylaştırması, hermafoditlik ve iki evcikli olma

Olası bir hermafrodit bireyin üremeye ayırdığı enerji ve kaynaklar farklı oranlarda dişi işlevlerine (örn., yumurta, tohum üretimi) ve erkek işlevlerine (örn., sperm üretimi, eş arama) ayrılabilir. Bir eşeysel işleve ayrılan diğerine ayrılamayacağından, iki eşeysel işlev ile gerçekleştirilen üreme başarısı arasında bir değiş-tokuş'un olması gerekir. İki evcikli türler, bireylerin bütün üreme enerjisini bir eşeysel işleve ya da diğerine ayırdığı türler olarak düşünülebilir.

Bireylerin ulaşacağı üreme başarısı, örneğin erkek işlevine, oransal ayrımlarının doğrusal bir fonksiyonu olabilir (Şekil 17.25A'daki 2 no'lu eğri); artan bir fonksiyonu olabilir (3 no'lu eğri); ya da azalan bir fonksiyon olabilir (1 no'lu eğri). Son durumda, kuramsal optimal strateji hermafroditlik olurken (Şekil 17.25B), artan paylaştırmaya bağlı olarak üreme başarısı doğrusallıktan daha fazla bir şekilde arttığında bir eşey ya da diğeri olmak optimaldir. Şekil 17.25B'deki değiş-tokuş eğrisinin şeklini etkileyebilecek bir diğer etken, iki eşeysel işlev için gerekli yapıların geliştirilmesinden kaynaklanan bedeldir. Üremeyle ilişkili yapıların çoğu hem erkek hem de dişi işlevini (örn., petaller) arttırıyorsa, hermafroditlik oluşabilir, çünkü göreli olarak biraz fazladan harcamayla, birey her iki eşeysel işlevi kullanarak yavru oluşturabilir. Bununla birlikte eğer erkek ve dişi işlevleri farklı yapıları gerektiriyorsa, saf bir erkek ya da dişi yalnızca tek bir yapı geliştirmenin bedelini öderken, bir hermafrodit her iki yapı bedelini öder ve dolayısıyla uyum başarısı da düşer.

Yakın Çiftleşmesi ve Dış Döllenme

Kendini dölleme kendileşme ile sonuçlanır ve bazı (belirli salyangozlarda olduğu gibi) hayvanlarda ve bitkilerin pek çoğunda meydana gelir. Bir çok bitki hem kendini döller hem de diğer bitkilerin stigmalarına polen gönderir (**dış döllenme**). Dış döllenmeyi arttıran özellikler arasında iki evciklilik (ayrı eşeyli olma), eşzamanlı olmayan dişi ve erkek işlevi (aynı çiçeğin stigması alıcı hale gelmeden önce ya da geldikten sonra polenin olgunlaşması ve yayılması) ve birkaç çeşit kendine-uyuşmazlık durumu yer alır (Motton vd. 1994). En yaygın kendine-uyuşmazlık sisteminde, haploit bir polen tanesinin gelişimi, kendine-uyuşmazlık lokusundaki aleli üzerine konduğu diploit stigmadaki herhangi bir alelle örtüştüğünde engellenir. Kendine-uyuşmazlık alellerinin DNA dizileri bu polimorfizmlerin kararlı yapıda olduklarını ve eskiye dayandıklarını göstermektedir. Örneğin, Solanaceae cinslerinde (patatesler, tütün, petunyalar ve diğerleri) bir tür içindeki kendine-uyuşmazlık alellerinin amino asit dizileri arasında yüzde 40 gibi yüksek bir fark bulunur (bu durum bu alellerin uzun zaman önce birbirilerinden ayrıldıklarını gösterir) ve bir tür içindeki bazı alellerin birbirine yakınlıkları, 36 milyon yıl kadar önce ayrıldıkları cinslerdeki alellere olan yakınlıklarından daha azdır (bkz. Şekil 12.23A). Bir polimorfizmin bu denli uzun bir zaman boyunca korunması yalnızca denge kurucu seçilim ile açıklanabilir (Clark 1993; bkz. 12. Bölüm). Buna karşılık, buğday gibi pek çok bitki çiçekler içinde gerçekleşen kendini dölleme yönünde güçlü bir eğilim evrimleştirmişlerdir. Böyle türlerin pek çoğu sadece bir parça polen üretirler ve çiçekleri küçük, gösterişsizdir ve tozlaştırıcıları çeken koku ve işaretlerden yoksundur. Bazı durumlarda çiçek tomurcuk şeklinde kalır ve hiç açılmaz.

Hayvanlardaki kendileşmeden sakınmak için yapılan uyarlanmaları tanımak bitkilerdekileri tanımaktan daha zordur. Kendileşmeyi azaltan etkenlerden baş-

lıcaları üreme öncesi yayılım ve akrabalarla eşleşmekten sakınma olan YAKIN ÇİFTLEŞMESİNDEN SAKINMA'dır (Thornhill 1993). Yakın çiftleşmesinden sakınma birkaç kuş ve (şempanzeler gibi) memeli türü için tanımlanmıştır. Bazı kemirgen türlerinde kardeş çiftlerin eşleşme olasılığı çok düşüktür ve ev fareleri, bağışıklık yanıtında önemli rol oynayan temel doku uyuşmazlığı (MHC) lokusları açısından kendilerinden farklı olan bireylerle eşleşmeyi tercih etmektedirler (Potts vd. 1991).

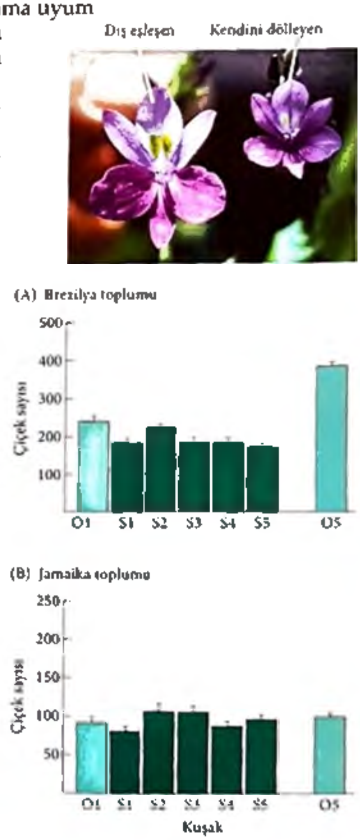
Yakın çiftleşmesinden davranışsal olarak sakınma öyle ya da böyle herkesçe bilinen ve insan toplumlarında dini kurallarla, yasalarla bağlanan "ensest tabusu" nu akla getirmektedir. Bu durum, hem yakın çiftleşmesinin ("ensestlik") gerçek sıklığı hem de sosyal tabunun açıklaması bakımından hayli tartışmalı bir konu olmuştur. Toplumlar arasında akraba eşleşmesinin yasaklanması açısından farklılıklar vardır (Ralls vd. 1986). Üstelik, yakın çiftleşmesi içeren cinsel etkinliğin sıklığı toplumun kabul etmeye hazır olduğu düzeyin açıkça çok üstündedir; babaları ya da amcalarıdayıları tarafından cinsel ilişkiye zorlanmış genç kadınlar göz önüne alındığında bu durum kendini özellikle belli eder. Bu gözlemler güçlü, genetik temeli olan bir yakın çiftleşmeden kaçınma davranışının kendi türümüzde (en azından erkeklerde) evrimleşip evrimleşmediğini kuşku altında bırakır. Bazı antropologlar dış döllenmenin, işbirliğinin sağlayacağı ekonomik ve diğer yararları elde etmek için aile birlikleri ya da daha büyük gruplaşmalar oluşturmak üzere yapılmış toplumsal bir icat (evrimleşmiş bir genetik özellik değil) olduğunu söylemektedir.

Yakın çiftleşmesi aynı alelliliği (homozigot) arttırır ve çoğu zaman ardından kendileşmeye bağlı çöküntü gelir (bkz. 9. Bölüm). Kendileşme çöküntüsüne, genellikle, zararlı çekinik (ya da hemen hemen çekinik) alellerin aynı alelliliği neden olur ancak bu çöküntüye bazen ayrı alellilerin (heterozigot) en yüksek uyum başarısı gösterdiği üstbaskın lokuslardaki aynı alellilik da yol açabilmektedir (Uyenoyama vd. 1993). Kendileşme çöküntüsü homozigot çekinik aleller tarafından meydana getirildiğinde, kendileşme devam ederken seçilimin bu alelleri toplumdan "temizlemesi" beklenebilir; böyle olduğunda, genetik çeşitlilik düzeyi düşecek ve ortalama uyum başarısı yükselecektir. Uzun süre kendileşen bir toplumun ortalama uyum başarısı, bu nedenle, dış döllenmenin olduğu başlangıç toplumunun uyum başarısına eşit olabilir ve hatta geçebilir (Lande ve Schemske 1985).

Spencer Barret ve Deborah Charlesworth (1991), sucul bir bitki olan *Eichhornia paniculata*'nın yüksek dış döllenme yapan bir Brezilya toplumunu ve neredeyse tamamen kendini-dölleyerek üreyen bir Jamaika toplumunu kullanarak, bu varsayımı destekleyen kimi kanıtları sağlamışlardır. Beş kuşak boyunca, Barret ve Charlesworth her toplumdaki bitkilere kendini-tozlaştırma yaptırdılar ve sonra da bu kendileşmiş soyları çapraz-tozlaştırmaya aldılar. Doğal olarak dış döllenen Brezilya toplumunda, kendileşme ilerledikçe çiçek sayısında düşüş olmuştur (Şekil 17.26A) ancak bu sayı kendileşmiş hatlar arasında yapılan çaprazlarda çarpıcı biçimde artmıştır. Buna karşılık, doğal olarak kendini dölleyen Jamaika hatları temizleme kuramına uygun sonuçlar vermiştir: birbirileriyle çaprazlandıklarında ne kendileşme çöküntüsü ne de melez azmanlığı ortaya çıkmıştır (Şekil 17.26B).

Yakın çiftleşmesinin ve dış döllenmenin *yararları*

R. A. Fisher (1941) hem kendini dölleyen hem de polen dağıtan (KISMEN KENDİNİ DÖLLEME) bir bitki genotipinin, yalnızca dış dölleyici ya da kendini dölleyici bir genotip üzerinde güçlü bir seçilim üstünlüğüne sahip olduğuna dikkat çeken ilk kişiydi. Kısmen kendini dölleyen her birey genlerini sonraki kuşağa üç şekilde aktarabilir: yumurtaları (ovüller) yoluyla, kendini dölleyerek poleni yoluyla ve polenini dış döllenme yavruları oluşturacak şekilde kullanarak. Yalnızca dış eşlenen bir genotip, bununla birlikte, genlerini sadece yumurtaları ve dış dölleyen polenleri yoluyla ak-



Şekil 17.26 *Eichhornia paniculata* bitkilerinde ortalama çiçek sayısı. (A) Doğal olarak dış döllenen bir Brezilya toplumunda. (B) Doğal olarak yakın çiftleşmesi gösteren bir Jamaika toplumunun ilk dış döllenme kuşağında (O1); beş kuşaklık kendini dölleme süresince (S1-S5); kendileşmekte olan bitkiler arasındaki dış eşleşmelerde (beş kuşak ardından, O5). Doğal olarak dış döllenen Brezilya toplumu kendileşme çöküntüsü (O1' den S5'e kadar olanı karşılaştırın) ve dış döllenen bitkilerde melez azmanlığı (O5) sergilemesine karşın , Jamaika toplumunda bu durum gerçekleşmemiştir (Barret ve Charlesworth 1991'den. Fotoğraf S.C.H. Barret'in izniyle kullanılmaktadır).

tarabilir. Ortalama olarak, kısmen kendini dölleyenlerin aktardıkları genler ile dış dölleyenlerin aktardıkları arasındaki oran 3:2'dir ve kısmen kendini dölleme yüzde 50 üstünlüğe sahiptir. Yalnız kendini dölleyenler dış eşleşen bir polenle üremediklerinden, kısmen kendini dölleyenler karşısında yüzde 50 zarardadırlar. Böylece, ödünsüz biçimde dış döllenmenin evrimleşebilmesi için dış döllenmenin getirisinin Fisher'ın tanımladığı yüzde 50 zarardan daha büyük olması gerekecektir.

Kendine-uyuşmazlık gibi özelliklerin en önemli getirisinin kendileşme çöküntüsünden sakınma olduğu düşünülmektedir (Lloyd 1992; Charlesworth ve Charlesworth 1978). Zorunlu ya da başat kendini döllemenin evriminin, dolayısıyla, aşmak zorunda olduğu iki engel vardır: kendileşme çöküntüsü ve üreme başarısının dış dölleyen polen yoluyla yitirilmesi. Kendini döllenmenin kimi olası getirileri bu götürülere baskın çıkabilir. Öncelikle, yalnız kendini dölleyenler, çiçekleri küçük olduğundan ve az miktarda polen ürettiklerinden, enerji ve kaynak artırımı yapabilirler. Bununla birlikte, çiçek büyüklüğünün ilk başta bir parça azalması kendini döllemenin ciddi zararlarını karşılamaktan uzaktır (Jarne ve Charlesworth 1993).

İkincisi, kendini dölleme genel olarak zararlı olsa bile, zaman zaman uyumu yüksek homozigot bir genotip meydana getirebilir ve bu genotip, kendini dölleme hızını artıran alelleri de taşıyarak, kalıtsal sabitlenmeye gidebilir (Holsinger 1991). İlgili bir başka olasılık kendini döllemenin, yerel olarak uyarlanmış genotipleri, gen akışı ve yeniden birleşimden kaynaklanan "dış döllenme çökütüsün"den "koruyabilmesidir". Örneğin, Nikolas Waser ve Mary Price (1989) çeşitli coğrafi uzaklıklarla birbirinden ayrılmış olan *Ipomopsis aggregata* bitkilerini çaprazladılar, tohumları homojen koşullar altında ektiler ve uyum başarısı ile ilişkili özellikleri yavrularda ölçtüler. En yüksek uyum başarısı aralarında makul bir uzaklık bulunan bitkilerin yavrularında bulundu: birbirine yakın konumlanmış bitkilerin yavrularında (olasılıkla kendileşme çöküntüsü nedeniyle) ve aralarındaki uzaklığın büyük olduğu bitkilerin yavrularında (dış döllenme çöküntüsü nedeniyle) uyum başarısı düşüktü. Waser ve Price birbirine uzak toplumların, büyük olasılıkla farklı çevrelere uyarlanmış olmalarından kaynaklanan, birbirinden farklı, birlikte uyum yapmış gen birleşimleri olduğu ve böyle gen birleşimleri arasındaki yeniden birleşimin kendini dölleme ile engellendiği sonucuna varmıştır.

Üçüncü belki de en önemli yarar, ÜREME GÜVENCESİDİR: tozlaştırıcılar nadir, toplum yoğunluğu düşük de olsa ve diğer elverişsiz çevre koşulları çapraz tozlaşmayı engellese de bir bitki kendini dölleme ile mutlaka belli miktarda tohum meydana getirecektir. Bu varsayımı destekleyen pek çok kanıt bulunmaktadır (Jarne ve Charlesworth 1993; Wyatt 1988). Örneğin, kendini dölleme için yapılan uyarlanmalar, böcek ziyaretinin şansa bağlı olduğu elverişsiz çevrelerde yetişen bitkilerde ve kolonizasyon sonrasında bitkilerin bir süre dağınık kaldığı adalarda yetişen bitkilerde, özellikle yaygındır.

Özet

1. Uyum başarısının (bir genotipin artış hızı, r) bileşenleri yaşa-özgü yaşayabilme ve doğurganlık değerleridir. Morfolojik ve diğer fenotipik özellikler üzerindeki doğal seçilim bu bileşenlerin yaşam öyküsü özelliklerine olan etkilerinden kaynaklanır. Yaşam öyküsü özellikleri grup seçilimiyle değil, birey üzerine etki eden seçilimle anlaşılabilir.
2. Kısıtlamalar, özellikle üreme ve yaşabilme, yavruların büyüklüğü ve sayısı arasındaki değiş-tokuşlar, canlıların sonsuz uzunlukta ömre ve sonsuz doğurganlığa sahip olmalarını engeller.
3. Yaşayabilme (l_x) ve doğurganlıktaki (m_x) değişimlerin uyum başarısı üzerine olan etkisi, böyle etkilerin anlatım gösterdiği yaşa bağımlıdır ve yaşla birlikte azalır. Bu nedenle, ileri yaşlarda, üreme ve doğurganlık için olan seçilim zayıftır.
4. Sonuç olarak, yaşlanma (fizyolojik yaşlanma) evrimleşir. Yaşlanma, kısmen, erken yaş sınıflarında yararlı olan genlerin ileri yaşlarda negatif pleiotropik etkide bulunmasından kaynaklanır.
5. Eğer üremenin bedeli (büyüme ve yaşayabilme bakımlarından) yüksek ise bir kezden çok ve/veya ertelenmiş üreme evrimleşebilir. Koşulun yerine gelmediği durumda ise, canlının tüm kaynaklarının tek bir üreme çabasına ayrıldığı tek bir kez üremeye dayalı bir yaşam öyküsü optimaldir. Olgunlaşmamış birey ölümü ergin ölümüne oranla daha yüksek olduğunda birden çok kez üremenin evrimleşmesi özellikle olasıdır
6. Yavru sayısı ve büyüklüğü ya da yaşayabilirlik arasındaki değiş-tokuşlardan dolayı optimal kuluçka büyüklüğü çoğu zaman en yüksek kuluçka sayısından daha azdır.

7. Erkek üreme çabasının evriminin ilkeleri, dişi evriminin ilkeleri ile benzerdir. Erkekler dişileri çekmede ve onlar için çekişmede daha başarılı olduklarında, ertelenmiş eşeysel olgunluk evrimleşir. Sıralı hermafroditlik gibi olguları ve alternatif eşleşme stratejilerini benzer ilkelerle açıklamak mümkündür.
8. Mutasyon ve yeniden birleşim hızları, eşeyli ya da eşeysiz üreme ve kendileşme gibi genetik sistem özelliklerinin evrimi, grup seçiliminden çok, en iyi şekilde genler ve bireyler düzeyindeki seçilimin sonuçları olarak anlaşılabilir.
9. Mutasyon hızlarını artıran aleller genellikle seçilimle elenir; bunun nedeni, yol açtıkları zararlı mutasyonlarla genetik bağlantı göstermeleridir. Bu nedenle, mutasyon hızlarının olası en düşük düzeye evrimleşmesini bekleriz; bu genetik çeşitliliği azaltıp türün yok oluş riskini artırsa da böyledir.
10. Eşeysiz üreyen toplumların yok oluş hızı yüksektir ve bu nedenle eşeyli olmanın sağladığı uzun vadeli bir grup-düzeyi avantaj vardır. Ancak bu avantajın eşeysel üremenin getirdiği kısa vadeli avantajı karşılaması olası değildir.
11. Sabit bir çevrede, yeniden birleşim hızını düşüren aleller yararlı duruma geçer, çünkü bu aleller uyumu düşük yeniden birleşik yavru oranını düşürür. Ek olarak, eşeysiz üreme eşeyli üreme karşısında iki kat bir üstünlüğe sahiptir; bunun nedeni, eşeyli üreyenlerin yavrularının yalnızca yarısı (yani dişiler) nüfus artışına katkı yaparken, eşeysiz üreyenlerin hepsi dişi olan yavrularının tamamı katkıda bulunmasıdır. Bu nedenle, eşeyliğin ve yeniden birleşimin yaygın oluşu açıklama gerektirir.
12. Eşeyliğin kısa vadeli üstünlüğüne ilişkin birkaç varsayım bulunmaktadır: (*a*) yeniden birleşim hasarlı DNA onarımını sağlar; (*b*) eşeyli bir anababanın genetik açıdan farklı yavrularının kaynak kullanımı eşeysiz anababalarınkinden daha verimlidir; (*c*) küçük eşeysiz toplumlarda, az sayıda zararlı mutasyon içeren genotipler, yeniden birleşimin olduğu toplumlardakinin aksine genetik sürüklenme ile yitirildiklerinde yeniden meydana getirilemedikleri için uyum başarısı düşer (Müller'in mandallı çarkı); (*d*) etkileşerek uyum başarısını düşüren zararlı mutasyonlar eşeyli toplumlarda eşeysiz toplumlardakine oranla daha etkin biçimde temizlenirler ve böylece yüksek uyum başarısına sahip olunur; (*e*) dalgalanan bir çevrede yeniden birleşim çok genli bir özelliğin ortalamasının yeni, değişen optimal değerlere evrimleşmesini sağlar; (*f*) toplumlar büyük olduğunda, yararlı mutasyon birleşimlerinin kalıtsal sabitlenmesiyle, eşeysel toplumlardaki uyarlanma hızı eşeysizlerinkinden daha yüksek olabilmektedir.
13. Büyük, rasgele eşleşen toplumlarda, 1:1 eşey oranı evrimsel kararlı stratejidir. Bunun nedeni; toplum 1:1 oranından saptığında, azınlıktaki eşeyin yüksek bir oranını üreten bir genotipin yüksek uyum başarısına sahip olmasıdır. Bununla birlikte, toplumlar tipik olarak yerel gruplara ayrılıyor ve sonra bu grupların yavrudölü yeni habitat parçalarına yerleşiyorsa, dişi ağırlıklı gruplar bir bütün olarak daha yüksek oranda topluma yavrudöl katacağı için dişi ağırlıklı bir eşey oranı evrimleşecektir.
14. İki evciklilik (ayrı eşeyli olma) yerine hermafroditliğin evrimleşmesi, dişi ya da erkek işlevi ile gerçekleştirilen üreme başarısının bir bireyin enerji ya da kaynaklarını ayırmasıyla nasıl ilişkilendiğine bağımlıdır. Bir ya da diğer eşeysel işlevden gelen üreme "ödentisi" bu işleve ayırmayla orantısız biçimde arttığında iki evciklilik avantajlı bir durumdur.
15. Diğer her şey eşit olduğunda, hem kendini dölleyen hem de dış döllek bir genotip, zorunlu bir dış döllek ya da zorunlu bir kendini döllek karşısında yüzde 50 üstünlüğe sahiptir. Bununla birlikte, dış döllenme bir bireyin yavrularında kendileşme çöküntüsünü engellediğinden yararlı da olabilir. Kaynakların üreme için tüketilmesi gerektiğinde, kendini döllemeyi sağlayan bir alel üstün ayrı alelli genotiplerle birleştiğinde ve toplum yoğunluğu düşük ya da tozlaştırıcılar az olduğunda da kendini dölleme ile üreme gerçekleşiyorsa, kendini dölleme evrimleşebilecektir.

Terimler ve Kavramlar

anababa yatırımı
apomiksis
birden çok kez üreme
değiş-tokuş'lar
dış döllenme
eşey
eşey oranı
hermafrodit
içsel artış hızı
iki evcikli
karşıt pleiotropi
partenogenez
tek bir kez üreme
üreme çabası
vejetatif çoğalma
yaşlanma

İleri Okuma Önerileri

Tanınmış bir evrimsel biyoloğun yazdığı bilgilendirici ve etkileyici bir genel okur kitabı olarak; J. Roughgarden'ın *Evolutions's rainbow: Diversity, gender, and sex in nature and people* (University of California Press, Berkeley, 2004). S. C. Stearns'ın *The evolution of life histories* (Oxford University Press, Oxford, 1992) ve D. A. Roff'un *Life history evolution* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002) adlı kitapları konu üzerine yazılmış kapsamlı eserlerdir. R. E. Michod ve B. R. Lein'in editörlüğünde yayımlanan *The evolution of sex* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1988) adlı kitap ve Kondrashov (1993), Barton ve Charlesworth (1998), Jarne ve Charlesworth (1993) ve Uyenoma vd. (1993) tarafından yazılan makaleler genetik sistemlerin evrimini incelemektedir.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Dişi asalak yaban arıları yumurta bırakacakları konak böcekleri ararlar ve yavruları için uygun ya da elverişsiz olabilecek bireysel konaklar arasında ayırım yaparlar. Davranış ekologları yaban arısının elverişsiz konaklara yumurta bırakma isteğinin yaşla değişip değişmediği sorusunu sormuşlardır. Yaşam öyküsü kuramı temelinde, nasıl bir değişim deseni olmasını beklersiniz? Yaşam öyküsü kuramı hayvan davranışı hakkında başka hangi beklentileri ortaya koyar?
2. Tek yıllık bir bitki türündeki bir mutasyonun otoburlara karşı kimyasal savunma mekanizmalarına kaynak ayırımını artırdığını, ancak çiçek oluşumunu ve tohum üretimini de düşürdüğünü varsayın (yani, bir paylaştırma değiş-tokuşu söz konusudur). Mutasyonun sıklığının artıp artmayacağını tahmin etmek için bir arazi çalışmasında ölçmeniz gereken şey ne olurdu?
3. Pek çok kuş ve memeli türünde ekvatordan uzaklaştıkça toplumlarda kuluçkada bulunan yumurta sayısı, ekvatora yakın bölgelerde yaşayan toplumlarınkine göre artar. Ekvatordan uzakta yaşayan kertenkele ve yılan türlerinde ise kuluçkada bulunan yumurta sayısı sıklıkla daha küçüktür ve bu türler, ekvatora yakın bölgelerde yaşayan türlere oranla daha sıklıkla vivipardırlar (yumurta bırakma yerine canlı yavru taşırlar) (bkz. Stearns 1992'deki kaynaklar). Bu durumların ortaya çıkmasını sağlayan seçilim etkenleri neler olabilir?
4. Bu bölümde tartışılmayan önemli bir yaşam öyküsü özelliği, bireylerin yumurtadan çıkışı ile eşeysel olgunluğa ulaşmaları arasında gösterdikleri yayılımdır. Yayılımın düzeyi farklı canlılar açısından oldukça farklıdır. Yayılımın, içerdiği zararlar karşısında karşısında, sağladığı avantajlar ne olabilir? Yayılımın evrimi birey seçilimine karşılık grup seçilimiyle nasıl etkilenir? (Bkz. Olivieri vd. 1995 ve oradaki kaynaklar).
5. Bazı balık, böcek ve kabuklu türlerinin toplumları hem eşeysel hem de zorunlu eşeysiz üreyen bireyler içerir. Böyle toplumların tamamen eşeyli ya da tamamen eşeysiz üreyen hale dönüşmesini bekler misiniz? Her iki üreme biçimini de toplumda devam ettiren etkenler nelerdir? Çalışmalar eşeysel üremeyi devam ettiren etkenlerin üzerine ne oranda ışık tutabilirler?
6. Bazı akarlar, pul böcekleri ve gal sinekleri "paternal genom yitimi" (ya da *pseudoarrhenotoky*; salon oyunları için güzel bir sözcük) sergiler. Erkekler (çift takımlı, yani diploit (döllenmiş) yumurtalardan gelişirler ancak babadan kalıtılan kromozomlar heterokromatinleşirler ve gelişimin erken dönemlerinde işlevsiz olurlar; böylece erkekler işlevsel olarak haploittir. Bu tuhaf genetik sistem nasıl evrimleşmiş olabilir?
7. Pek çok partenogenetik bitki ve hayvan "türleri"nin genetik açıdan hayli çeşitlilik sergilediği bilinmektedir. Literatürden yola çıkarak, bu genetik çeşitliliğin eşeysiz hatlardaki mutasyondan mı yoksa eşeysel üreyen bir atadan eşeysiz hatların çoklu defalar köken almasından mı kaynaklandığını gösteriniz.
8. Genomdaki kromozom çiftlerinin sayısı birden (bir karınca türünde) birkaç yüze (bazı kelebeklerde ve eğreltilerde) uzanan bir değişkenlik gösterir. Kelebeklere ait tek bir cinste (Lysandra) haploit sayı 24 ila yaklaşık 220 arasında değişmektedir (White 1978). Kromozom sayısının doğal seçilimle evrimleşmiş olması mümkün müdür? Bu varsayımı destekleyen ya da karşısında olan kanıtlar var mıdır?

Birlikte Evrim: Türler Arasındaki Etkileşimin Evrimi

18

Dünyanın tropikal ve astropikal bölgelerinde aşağı yukarı 750 tür incir—*Ficus* cinsinden sarmaşıklar ve ağaçlar—yetişir. Bu incir türlerinin sıra dışı çiçek yapısı sinkonyum adı verilen içi boş küresel bir yapının iç yüzeyinde bulunan yüzlerce küçük çiçekçikten oluşur (bkz. Şekil 18.1). Birçok incir türünde, sonunda incirin çekirdeklerini dağıtan kuş ve memeliler için önemli bir besin kaynağı olan meyveye dönüşen, sinkonyum hem erkek hem dişi çiçekler barındırır. Neredeyse bütün incir türleri *Agaonidae* ailesine ait tek bir küçük yaban arısı türü tarafından tozlaştırılır ve her yaban arısı türü sadece bir incir türüne bağlıdır. Tozlaştırıcı yaban arılarının çoğunun filogenisi tozlaştırdıkları incirlerin soyağacıyla uyumlu bir örüntü izler. Bu filogenetik uyum, yaban arıları ve incirlerin birlikte evrimleştiklerini akla getirir, bu durum türlerin birbirlerine mutlak olarak bağlı olmalarından kaynaklanmış olabilir.



Karşılıklı bağımlı bir ilişki. Neredeyse tüm incir türlerinin her biri tozlaşmak için sadece bir tür yaban arısına bağlıdır ve yaban arıları da sadece bir tür incirin içerisinde gelişebilir. Fotoğrafta kesilerek açılmış bir sinkonyumun içerisindeki yaban arıları görülmektedir. Bitkinin görülen her yapısı bir incir çiçekçiğidir. (Fotoğraf © Gregory Dimijian / Photo Researchers, Inc.)

Yaban arılarının davranışları gereksindikleri bitkiye hassas uyarlanma gösterir. Bacaklarında ve toraksларında bulunan özel



Şekil 18.1 İncir sinkonyumunun bu kesitinde, birçok küçük çiçekçik ve dişi tozlaştırıcı yaban arılarının aralarından zorla geçerek içeri girdiği çok sayıda çiçek pulcuğu görülebilir. (Fotoğraf © OSF/ photolibrary.com)

keselerde polen taşıyan, bir ya da daha fazla dişi yaban arısı doğru incir türünün sinkonyumuna dar bir açıklıktan girer. Yaban arısı taşıdığı poleni tepeciklerin üstüne dikkatlice bırakır, çok sayıdaki çiçekte bulunan yumurtalığın her birine bir yumurta bıraktıktan sonra ölür. Yaban arısının bıraktığı yumurtalardan çıkan her larva, yumurtanın bırakıldığı çiçeğin içinde gelişen tohumla beslenir ve çiçeklerin yarısına kadarından tohum yerine yaban arısı çıkar. Yaban arılarının gelişimlerini tamamladıkları ve sinkonyum içerisinde çiftleştikleri zamana kadar, erkek çiçekler olgunlaşır. Genç yaban arısı dişileri erkek çiçeklerden polen toplayıp bir sonraki kuşağı oluşturacak yumurtalarını bırakmak üzere, erkek yaban arılarının sinkonyumu ağızlarıyla çiğneyerek açtığı deliklerden uçarlar.

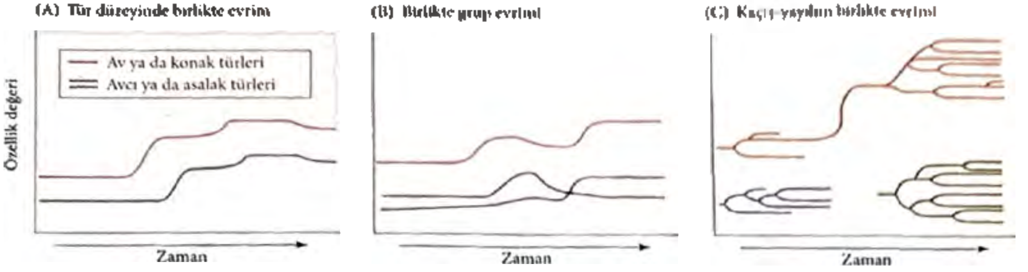
Yaban arıları ve incirler arasındaki etkileşim türlerin karşılıklı uyarlanmasının uç bir örneği olsa da, neredeyse bütün türler başka türlerle etkileşimleri için uyarlanmışlardır. Bu gibi uyarlanmalar, bir kısmı olağan üstü olmakla beraber, yaşamın çeşitliliğini arttırmış ve ekolojik toplulukların yapısında çok kuvvetli etkenler olmuşlardır.

Bu bölümde, türler arasındaki etkileşimlerin canlıların bireysel uyumu (bir takım ekolojik kuramların ilgilendiği gibi toplumların büyümesi değil) üzerindeki etkisini inceleyeceğiz. Bir bireyin etkileşimde bulunabileceği türleri, KAYNAKLAR (besin ya da yaşam alanı olarak kullanılan), ÇEKİŞENLER (kaynaklar için), DÜŞMANLAR (bahsedilen türü tüketilebilen bir kayak olarak kullanabilecek türler), ya da ORTAKÇILAR (bahsedilen türden yaralanan ama zarar vermeyen türler) olarak sınıflandırabiliriz. KARŞILIKLI ORTAKLIK etkileşimleri (incir ve yaban arılarının arasında olduğu gibi) her türün öbürünü kaynak olarak kullanmasıdır. Bir takım etkileşimler, çoğu zaman üçüncü bir türü aracı olarak kullandıkları için, çok daha karmaşıktır. Örneğin, avcıların lezzetsiz bulduğu kelebek türleri birbirlerine benzemekten kazançlı çıkar, çünkü bu gibi türlerden birini avlamaktan kaçınmayı öğrenmiş bir avcı benzer türleri de avlamaktan kaçınacaktır. Dahası, etkileşimin doğası ve kuvveti çevresel koşullar, yaş ve bireylerin fenotiplerini de içeren birçok etkene bağlıdır. Örneğin asalakların saldırganlığı ve konakların asalaklara karşı direnci genetik yapılarına bağlı çeşitlilik gösterir. Bitkilerin köklerinde bulunan ve topraktan besin tuzlarının emilimini hızlandıran kökmantarlar (mycorrhiza) bitkilerin verimsiz topraklarda gelişimini hızlandırırken verimli topraklarda gelişimini baskılar. Türlerin birbirleri üzerinde uyguladıkları seçilim değişik toplumlar içinde farklılık gösterir ve bir bölgeden diğerine değişen bir birlikte evrim "coğrafi mozaiği" oluşturur (Thompson 1999).

Birlikte Evrimin Doğası

Bir türde oluşan evrimsel değişimin başka bir türde karşı değişim ortaya çıkarma olasılığı, türler arası etkileşim sonucu seçilimi, çevre koşullarından kaynaklanan seçilimden ayırır. Etkileşimde bulunan türler arası, türlerin birbirlerine uyguladıkları doğal seçilim ortaya çıkan, karşılıklı genetik değişimler dar anlamda birlikte evrimi oluşturur.

Birlikte evrim terimi birden fazla kavram içerir (Futuyma ve Slatkin 1983; Thompson 1994). En basit tanımı, iki türün birbirlerinin etkisiyle evrimleşmesidir (**tür düzeyinde birlikte evrim**). Örneğin, Darwin kurtlar gibi avcı memelilerin ve avlarının, geyikler gibi, gittikçe artan çeviklik ve hız kazanacak şekilde evrimleşeceğini öngörmüştür, avcıda ya da avda herhangi bir gelişme öbürü üzerinde



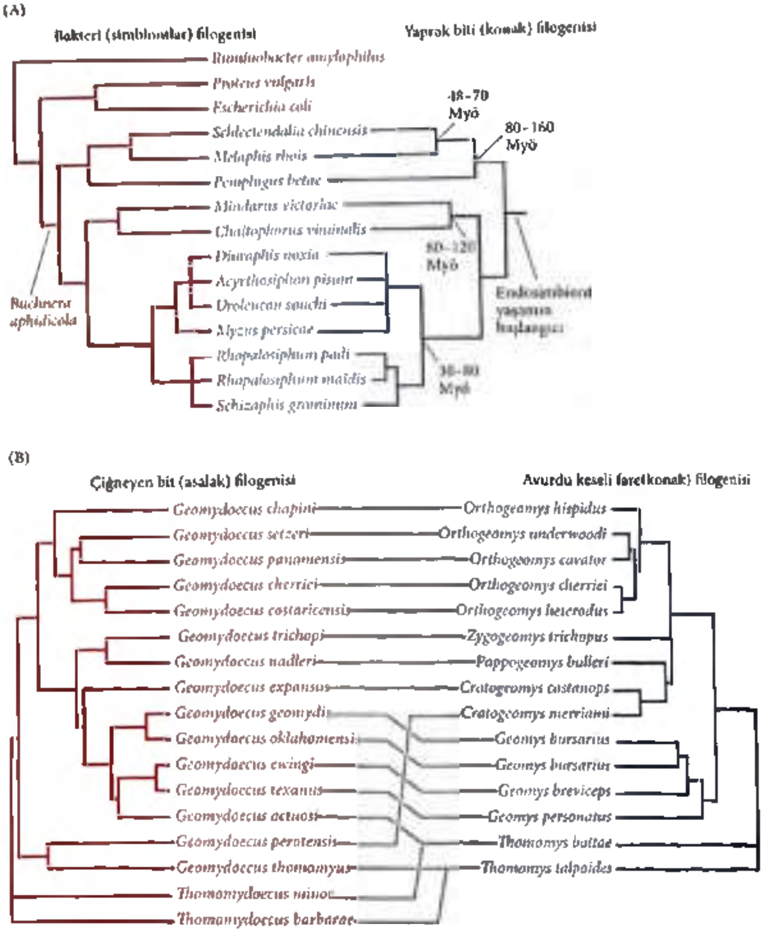
Şekil 18.2 Birlikte evrimin üç türü. Her grafikte yatay eksen evrim sürecini ve dikey eksen av ya da konak ve bir ya da birden fazla avcı yada asalakta bulunan bir özellik durumunu gösterir. (A) Türe özgü birlikte evrim (B) Yaygın, birlikte evrim, Grup birlikte evrimi. (C) Kaçış-Yayılım birlikte evrimi. Bir av ya da konak türü önemli bir savunma kazanıp kurban olmaktan çıkar ve çeşitlenir. Daha sonra av ya da asalak bu savunmaya uyarlanır ve çeşitlenirler.

dengeleyen bir gelişme için seçilime neden olacak; av ve avcı arasındaki evrimsel silahlanma yarışına katkıda bulunacaktır (bkz. Şekil 18.2 A). Bazen **yaygın birlikte evrim (guild coevolution)** olarak da adlandırılan **birlikte grup evrimi** etkileri bağımsız olmayan birden fazla tür içerir. Örneğin iki değişik asalak türünün konağı olan bir türün asalaklara direncindeki genetik çeşitlilikler arasında bir korelasyon olabilir (Hougen-Eitzman ve Rausher 1994). **Kaçış-Yayılım birlikte evrimi** (Şekil 18.2 C) modelinde bir tür düşmanlarına karşı bir uyarlanma geçirerek çoğalıp zengin bir dal meydana getirecek şekilde evrimleşebilir. Örneğin, Paul Ehrlich ve Peter Raven (1964) bitki türlerinin etkili kimyasal savunma mekanizmaları geliştirecek şekilde evrimleşerek otobur böceklerin çoğundan korunduğunu ve dolayısı ile çeşitlenerek, böceklerin daha sonra tüketmeye uyarlanıp çeşitlenmesine neden olan, geniş bir kimyasal çeşitlilikte besin kaynakları oluşturduğunu öne sürer.

Tür Birliklerinin Filogenetik Yanları

Birlikte evrim terimi, asalak ya da endosimbiyontlar ve konakları gibi canlıların benzer örüntüler izleyen filogenilerinin ortaya koyduğu gibi, paralel farklılaşma için de kullanılır. İncirler ve tozlaştırıcılarının filogenileri büyük ölçüde uyumludur, tıpkı yaprakbitlerinin ve onların özel hücreleri içerisinde yaşayıp yaprakbitine temel amino asit triptofan sağlayan endosimbiyont bakterilerin (*Buchnera*) filogenilerinin uyumlu olması gibi (bkz. Şekil 14.24 C). Bu bakterilerin filogenisi konaklarının filogenisi ile tamamen örtüşür (Şekil 18.3A). Bu örüntünün en basit yorumu, *Buchnera* ile yaprakbitleri arasında bulunan ilişkinin bu böcek ailesinin ortaya çıkışına dayanması, yaprakbiti soy hatları arasında bakteri yatay geçişi olmaması ve bakterilerin konaklarına uyum sağlayacak şekilde çeşitlenmiş olmasıdır. Diğer taraftan filogenilerde bu derecede uyum ender gözlenir. Avurdu keseli farelerde (Geomyidae) bulunan çiğneyen bitlerin filogenisi konaklarının filogenisine büyük ölçüde uyumludur; ancak, büyük olasılıkla **konak değişimi** olarak adlandırılan bitlerin bir avurdu keseli fare soy hattından öbürüne yatay geçişi sonucu ortaya çıkmış (18.3 B, Hafner vd. 2003), bir takım tutarsızlıklar da bulunur. Filogenileri arasında tutarsızlık asalak soy hatlarının yok oluşu (Page 2003) gibi başka nedenlerle de ortaya çıkabilir.

Eğer asalaklar yaşam alanlarında bir konaktan diğerine yayılıyorsa (otobur böceklerde olduğu gibi), konak türlerini değiştirmeleri daha olasıdır, bunun sonucu olarak filogenileri ender olarak kuvvetli uyum gösterir. Buna rağmen filogenileri sıkça atasal ilişkilere dair kanıt gösterir. Örneğin, yaprakla beslenen kınkatlarının, uzun boynuzlu kınkanatlıların ve buğday böceklerinin filogenilerinde erken görünen türleri çoğunlukla palmiyegiller ve kozalaklılarla beslenir. Oysa filogenilerinde daha sonra ortaya çıkan, gelişmiş diyebileceğimiz, türler daha sonra ortaya çıkmış olan çiçekli bitkilerle ilişkilidir (Farrell 1998). Söz konusu kınkanatlı soyhatları palmiyegiller ve kozalaklılar ile ilişkilerini Jura döneminden bu güne taşımıştır. Taşıl

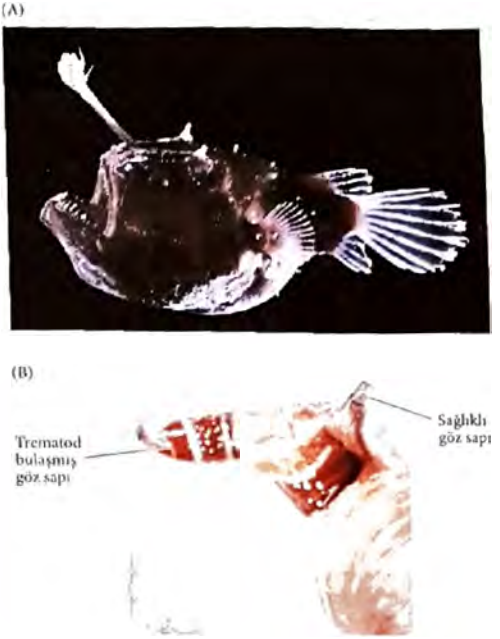


Şekil 18.3 Konağa özgü asalak ve endosimbiyont ve konakların uyumlu ve uyumsuz filogenileri. Her soy hattı şekilde bağlı olduğu türü seçecek şekilde özelleşmiştir. (A) *Buchnera aphidicola* adı altındaki bakterilerin filogenisi yaprakbiti konaklarının filogenisine mükemmel uyum gösterir. Adları kırmızıyla işaretlenmiş yakın bakteriler bu araştırmada dış grup olarak kullanılmıştır. *Buchnera* soy hatlarının yaprakbiti konaklarının adları maviyle yazılmıştır. Yaprakbiti soy hatlarının tahmini yaşları taşıllara ve biyocoğrafyaya dayanır. (B) Avurdu keseli fare ve asalak bitlerinin filogenileri. Uyumlu (örn. En üstteki 5 avurdu keseli fare/bit çifti) ve uyumsuz (örn. Sincap *C. merriami* ve biti *G. perotensis*) bölgeler olduğuna dikkat ediniz. (A Moran ve Baumann 1994'e göre; B Hafner vd. 2003'den)

kaydı benzer ilişkileri kuvvetle destekler, örneğin geç Kretase döneminden kalma zencefil taşıllarında günümüzdeki zencefillerin yaprakları ile beslenen kınkanatlıların (altaile *Hispinae*) yarattığı özgün hasar gözlenir (Labandeira 2002).

Düşman ve Kurbanların Birlikte Evrimi

Birbirleriyle ilişki içerisinde bulunan türlerin evrimsel değişim mekanizmalarını incelemeye düşmanlarla kurbanlar arasındaki etkileşimlerden başlayacağız. Düşman kurban ilişkileri, avcı av, asalak konak ve otoburlar ile konak bitkileri ilişkilerini içerir. Avcılar ve asalaklar kurbanlarını yakalamak, kontrol altına almak ya da savunmalarını aşmak için olağanüstü uyarlanmalar gösterecek şekilde evrimleşmişlerdir. Avcılara ve asalaklara karşı savunma mekanizmaları da aynı derecede etkileyici olabilir. Bu mekanizmalar canlının gizlenmesini sağlayan renklenmeden (bkz. Şekiller 18.5A, 12.5), çok zehirli kimyasal savunmalara (Şekil 18.5 B) ve hatta bütün savunmaların en esneği olan, binlerce yabancı maddeye karşı antikor üretebilen, omurgalı bağışıklık sistemine kadar çeşitlilik gösterir (bkz. Şekil 19.9). Bu tür uyarlanmaların birçoğu belli düşmanlara ya da avlara yöneliktir, bu nedenle bir avcıya ya da ava yönelik uyarlanmaları göstermek kolay olsa da, türlerin nasıl birlikte evrimleştiklerini göstermek genelde oldukça zordur.



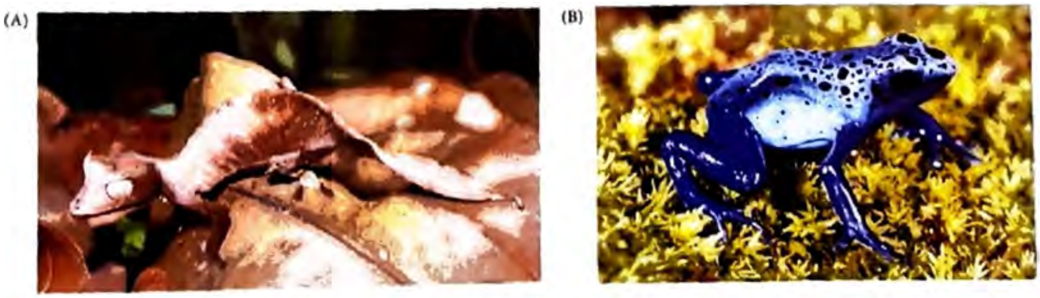
Şekil 18.4 Avcılar ve asalaklar avlarını yakalamak ya da konaklarına bulaşmak için olağanüstü uyarlanmalar geçirmişlerdir. (A) Derin deniz fener balığının (*Himantolophus*) sırt yüzgecinden uzanan bir çıkıntı balığın ağzının hemen üzerinde bulunur ve ışık saçan bir balık yemi görevi görür. (B) Asalak bir nematodun (*Leucochloridium*) larvası ara konağı olan salyangozun gözüne yerleşip, bir sonraki konağı olan ardıç kuşu gibi salyangozla beslenen kuşa daha kolay görünecek parlak bir renk alır. (A, © David Shale/naturepl.com; B, fotoğraf P. Lewis'e ait, J. Moore'nin izniyle.)

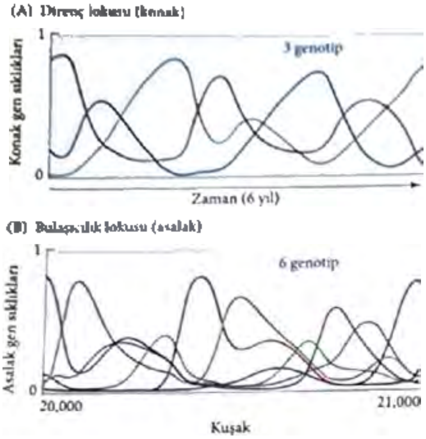
Kuramsal olarak, avcı ile av arasında ki birlikte evrim değişik yollar izleyebilir (Abrams 2000): sonu olmayan bir evrimsel silahlanma yarışına neden olabilir (Dawkins ve Krebs 1979); kararlı bir genetik denge oluşturabilir; iki türün de genetik yapısında devamlı döngülere (ya da düzensiz dalgalanmalara) neden olabilir; hatta türlerden birinin ya da ikisinin birden soyunun tükenmesine yol açabilir.

Sonu olmayan bir silahlanma yarışı olası değildir çünkü avcının saldırı yeteneğini ve avın savunma yeteneğini arttıran uyarlanmalar, başka amaçlar için kullanılan kaynakların yeniden dağıtılmasını gerektirir ve bu uyarlanmalar bir noktadan sonra faydadan çok zarar getirir. Bu nedenle kararlı bir denge sadece kazanç bedele eşit olduğunda sağlanabilir. Örneğin, bitkilerin böceklere karşı savunma amacıyla kullandığı zehirli İKİNCİL BİLEŞİKLER, meşelerde taninler ve çamlarda terpenler gibi, bitkinin enerji bütçesinin yüzde onundan fazlasını kullanabilir. Bu gibi yüksek düzede kimyasal savunma genelde yavaş büyüyen bitkilere özgüdür, bu da yoğun kimyasal savunmanın ekonomik bedelleri olduğunu akla getirir (Coley vd. 1985). Yaban havucunun (*Pastinaca sativa*) yüksek düzeylerde zehirli furanokumerin bulunduran gen hatları doğada yetiştirildiklerinde, daha düşük yoğunlukta savunmaya sahip gen hatlarına göre, daha az ipek kurdu saldırısına uğradı ve daha çok tohum olgunlaştırabildi. Diğer taraftan böcek saldırısından serbest oldukları seralarda yetiştirildiklerinde yüksek furanokumerin yoğunluğuna sahip soyhatları daha az tohum ürettikleri gözlendi (Berenbaum ve Zangerl 1988). Bu gibi bedeller, neden bitkilerin daha kuvvetli savunmalara sahip olmadıklarını ve neden hala böcek saldırılarına karşı bağışıklık kazanmadıklarını açıklayabilir.

Bir başka bedel bir düşmana karşı savunmanın, avı başka bir düşmana karşı daha savunmasız kılmasıdır. Örneğin, salatalık bitkilerinde (*Cucumis sativus*) bulunan ve örümcek akarlarına karşı direnç sağlayan terpenoid kimyasalları salatalıkla beslenen bir takım kınkanatlıları çeker (Dacosta ve Jones 1971).

Şekil 18.5 Avlanmaktan kaçma örnekleri. (A) Örtülü renklendirmeye sahip yaprak kuyruklu geko (*Uroplatus phantasticus*) anavatanı Madagaskar'ın orman zemininde gözden kaybolur. (B) Adının zehirli ok kurbağası olmasının da düşündürdüğü gibi, *Dendrobates azureus*'un parlak mavi derisinde bulunan zehir insanlar tarafından kullanılmaktadır. Parlak rengi avcıları uyarıp, kurbağayı avlamaktan kaçınmalarını sağlar. (A, © Nick Garbutt /naturepl.com; B, © Barry Mansell/naturepl.com)





Şekil 18.6 Genetik değişimlerin bir bilgisayar benzetimi. (A) Konakta direnç sağlayan bir gen lokusu ile (B) asalağın bulaşmasını sağlayan bir gen lokusundaki genetik değişimlerin bilgisayar benzetimi. Konak çift takımlıdır (diploit) ve üç direnç aleline sahiptir; asalak tek takımlıdır (haploit) ve altı bulaştırıcı alele sahiptir. Her asalak genotipi altı konak genotipinden birinin üstesinden gelebilir (örn. P_1 genotipine sahip asalak H_1H_1 genotipine sahip konağa saldırabilir). İki toplum da polimorfik olarak kalır ve genetik yapılarında düzensiz dalgalanmalar gözlenir. (Seger 1992'den)

Düşman ve kurbanların birlikte evrim modelleri

GENE GEN MODELLERİ. Düşmanlarla kurbanların birlikte evrimi değişik özelliklere göre farklı şekillerde modellenmiştir. Örneğin bir ya da birkaç gen lokusu içeren evrim modelleri **gene gen etkileşimlerine** bağlıdır. Bu gibi ilişkiler ilk kez ıslah edilmiş keten (*Linum usitatissimum*) ve keten pası (*Melampsora lini*), bir şapkalı mantar, arasında gözlenmiştir. Benzer sistemler, ıslah edilmiş buğday (*Triticum*) ve en önemli zararlılarından birisi olan bir sinek türü (*Mayetiola destructor*) arasında da olmak üzere, birkaç düzine bitki ve mantar arasında keşfedilmiş ve gösterilmiştir. Bu gibi sistemlerin her birinde konak canlı, baskın bir alelin (*R*) asalağa karşı direnç kazandırdığı gen lokuslarına sahiptir. Asalakta bulunan ve konak canlıdaki direnç gen lokuslarına denk gelen gen lokuslarında bulunabilen bir çekinik alel (*v*) ise, asalağın belirli bir *R* aleline sahip bir konakta yaşayıp çoğalabilmesini sağlar. Eğer direnç bir bedelle kazanılıyorsa herhangi bir R_i alelinin sıklığı asalakta bulunan v_i alelinin sıklığı arttıkça düşecektir, çünkü R_i aleli asalağa karşı etkisiz kalacaktır. Başka bir direnç alelinin (R_j) toplumdaki sıklığı yükseldikçe ona karşı gelen asalak alelinin (v_j) sıklığı da artar. Bilgisayar benzetimlerine göre, bu gibi sıklığa dayalı seçilim, alel sıklıklarında döngüler ya da düzensiz dalgalanmalara neden olabilir (Şekil 18.6). Avustralya keteninin doğada bulunan toplumlarında, farklı pas fenotiplerinin sıklıkları yıldan yıla dalgalanır (Şekil 18.7). Genel olarak en etkili, en çok keten fenotipine saldırabilen, pas fenotipleri en yüksek dirence sahip keten toplumlarında bulunur ve aynı şekilde daha az etkili pas fenotipleri daha düşük dirençli keten toplumlarında bulunur (Thrall ve Burdon 2003).

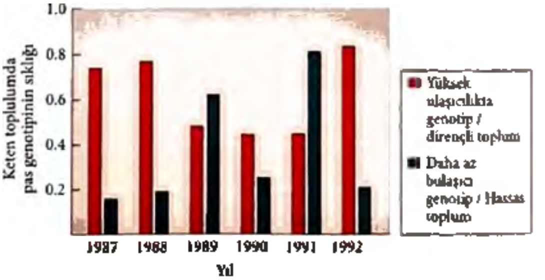
NİCEL ÖZELLİKLER. Avın birden fazla gene dayalı savunma özelliği (*y*) ile avcının bu özelliğe denk gelen çok genli saldırı özelliğini (*x*) içeren birlikte evrim modelleri karmaşıklardır ve sonucu etkileyebilecek birçok değişken içerirler (Abrams 2000). Önemli bir nokta bu özellikler arasındaki fark ($x - y$) arttıkça avcının avı yakalama oranının artması (örn. Avcı avdan hızlı koştuğunda) ya da azalmasıdır (örn. Avcının başarısının avın büyüklüğünün, avcının ağız açıklığına uygun olması gerektiğinde). İlk durumda iki tür, yapısal sınırlara ve yatırım bedeline bağlı bir denge noktasına ulaşana kadar, aynı yönde evrimleşir. Öte yandan eğer avcının başarısı-

TABLO 18.1 *Bir asalakla konağı arasında gene gen etkileşimleri*

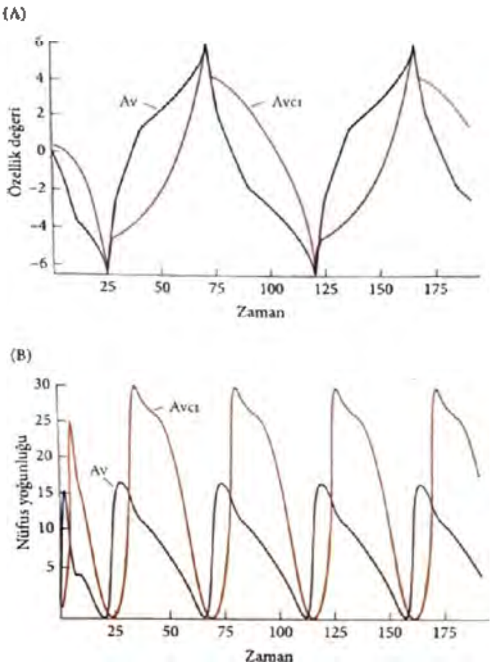
Parasit genotip	Konak genotip			
	R_1– R_2–	R_1– r_2r_2	$r_1r_1R_2$–	$r_1r_1r_2r_2$
V_1— V_2—	–	–	–	+
V_1— v_2v_2	–	–	+	+
v_1v_1 V_2—	–	+	–	+
v_1v_1 v_2v_2	+	+	+	+

Kaynak: Frank 1992'den

Not: Her bir türde baskın ve çekinik alellerle iki lokus konağın direncini ve asalağın bulaşma düzeyini belirler. Bir + işareti asalak genotipinin, belirli bir konak genotipi üzerinde büyüyebileceğini gösterir (diğer bir deyişle, asalak bulaşıcı, konak ise duyarlıdır); – işareti konak genotipinin asalak genotipine dirençli olduğu anlamına gelir.



Şekil 18.7 Avustralya yabani keteninde görülen iki keten pası fenotipinin sıklıklarının 6 yıl içerisinde izlediği değişimler. Birçok pas fenotipine direnç gösteren keten toplumlarında, direnç fenotiplerinin çoğuna bulaşabilen pas fenotipleri yüksek sıklıkta bulunur. Yakında bulunan ve pas fenotiplerinin yüzde seksenine karşı savunmasız olan başka bir keten toplumunda ise daha az bulaşıcı bir pas fenotipi çok yüksek sıklıkta bulunur. (Thrall ve Burton 2003'e göre)



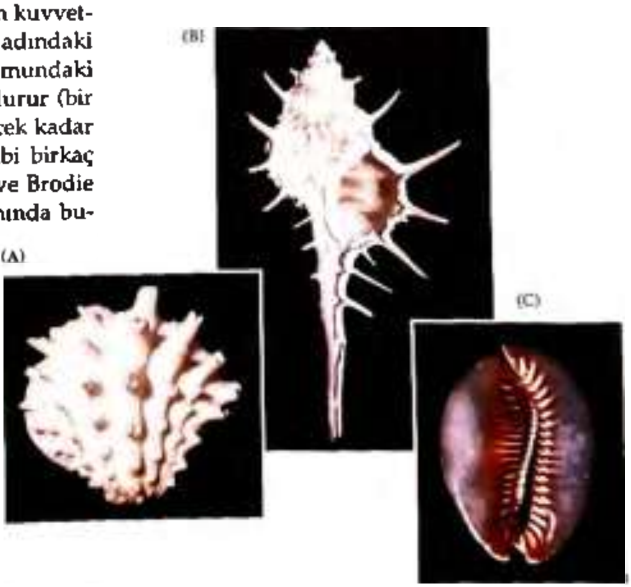
Şekil 18.8 İdeal avcı fenotipinin (örn. ağız açıklığı) bir av fenotipine (örn. büyüklük) en yakın olduğu durumda, avcı ile av arasında ki birlikte evrimin bilgisayar benzetimi. (A) Özelliklerin ortalama değerlerinin evrimi. Bir özellik değeri referans noktasından uzaklaştıkça uyum başarısı bedeli herhangi bir yönde sınırsız evrimleşmesini engeller. Avcının özellik değeri avın özellik değerini geriden izler. (B) Özellik değerlerinin ortalamalarının değişiklikleri, kısmen av ve avcının özelliklerinin benzeşmesinden kaynaklanan, nüfus yoğunluğu döngüleriyle benzerlik gösterebilir (Abrams ve Matsuda 1997'den).

nın x ve y değerlerinin birbirlerine yakın olmasına bağlı, x ya da y değerlerinde fazla sapmanın bedelinin yüksek ve x ile y ortalamalarının birbirlerine eşit olduğunu varsayalım. Bu durumda y değerinin artması ya da düşmesi avın hayatta kalma oranını arttıracaktır. y herhangi bir yönde evrimleşecek ve x, y'nin evrimini takip edecek şekilde evrimleşecektir. Bir noktada y'nin evrimi, artan bedelden dolayı, aksi yöne dönecek ve x'de yön değiştirerek y'yi izleyecektir. Sonuçta türlerin özelliklerinde devam eden döngüler gözlenebilir ve bu genetik değişimler toplum sıklığında görülen döngülere katkıda bulunabilir (Şekil 18.8).

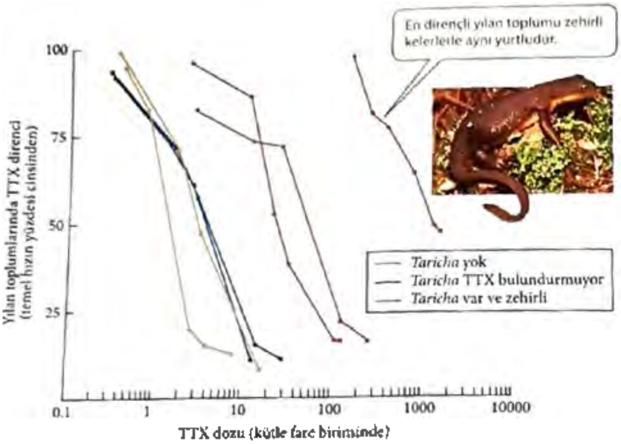
Avcı av birlikte evriminin örnekleri

Henüz doğadaki toplumlarda uzun vadeli birlikte evrime dair veri toplamak mümkün olmamıştır, ancak düşmanlar ve kurbanların birbirlerinin evrimlerini etkilediğine dair çok fazla dolaylı kanıt vardır. Örneğin, Mesozoik sırasında yumuşakçaları daha etkili bir şekilde avlayabilen, kabukları kırabilen ya da parçalayabilen balıklar gibi avcılar, evrimleşti. Bunun sonucunda birçok türün en azından avcıların bir kısmından korunmak için daha kalın kabuklar, kabuk açıklığının etrafında daha sağlam çeper, kabuktan çıkan dikenler gibi yapılara sahip olacak şekilde evrimleşmesi sonucu; çift kabukluların ve karından bacaklıların kabuk yapılarındaki çeşitlilik arttı (Şekil 18.9; Vermeij 1987).

Kuzey Amerika'nın kuzeybatısında bulunan sert derili su keleri (*Taricha granulosa*) avcılara karşı bilinen en kuvvetli savunmalardan birisine sahiptir, tetrodotoksin adındaki sinir sistemini etkileyen zehir. Çoğu keler toplumundaki bireyler derilerinde yüksek miktarda TTX bulundurur (bir kelerde 25,000 laboratuar faresini öldürmeye yetecek kadar zehir bulunur), ancak Vancouver Adası'ndaki gibi birkaç toplumda neredeyse hiç zehir bulunmaz (Brodie ve Brodie 1999; Brodie vd. 2002). Kelerlerle aynı yaşam alanında bu-



Şekil 18.9 Mesozoik dönemde evrimleşen yumuşakçaların avcılardan korunmak için geçirdiği uyarlanmalara benzer özellikleri olan güncel yumuşakçalar. Dikenli kabukları bulunan *Arcinella* cinsine ait çiftkabuklular (A) ve *Murex* cinsine ait bazı karından bacaklılar (B) birtakım balıklar tarafından yutulamaz ve ezerek parçalayan avcılardan korunabilirler. *Cypraea mauritiana*'nın kabuğunun dar açıklığı (C) avcıların karından bacaklıya ulaşmasını engeller. (Fotoğraflar D. McIntyre tarafından sağlanmıştır.)

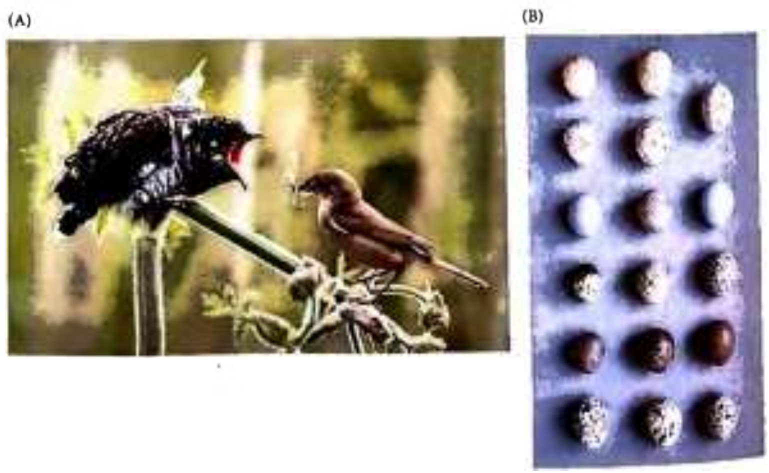


Şekil 18.10 Verilen doza bağlı olarak zehir verildikten sonra sürünme hızıyla ölçülen, değişik bölgelerden toplanmış yılanlarda TTX direnci. En düşük direnç, sert derili su kelerinin bulunmadığı Maine eyaletinden toplanan yılanlarda görülür. Direncin görülmediği iki toplum da zehirsiz kelerlerle birlikte bulunur. En yüksek direnci gösteren yılanlar zehirli kelerlerle aynı yurttudurlar. (Brodie ve Brodie 1999'dan, fotoğraf © Henk Wallays.)

lunan ve kelerlerle beslenen yılanların (*Thamnophis sirtalis*) keler bulunmayan toplumlarında TTX direnci yok sayılabilecek kadar azken, kelerlerle beslenen toplumlarda bunun yüz katı kadar fazla TTX direnci gözlenir (Şekil 18.10). Benzer şekilde otobur böcek türlerinin çoğu bitkilerin savunma amacıyla sentezlediği zehirlere direnç mekanizmalarına sahip olacak şekilde evrimleşmiştir. Örneğin, havuçgiller zehirli furanokumarinler barındırdığı halde siyah kırlangıçkuyruklu kelebeğin (*Papilio polyxenes*) tırtılları zehirden arındırıcı enzimlerinin yüksek etkinliği sonucunda bu bitkilerle rahatlıkla beslenebilir (Berenbaum 1983).

Guguk kuşları gibi kuluçka asalakları, yumurtalarını sadece belli kuş türlerinin yuvalarına bırakırlar. Guguk kuşu yavruları, konak türün yumurtalarını yuvadan atar ve konak kuş sadece asalak guguk kuşu yavrularını büyütür (Şekil 18.11 A). Konak türlerin yetişkinleri asalak yavrulara kendi yavrularından farklı davranmaz, ancak bazı konak türleri asalak yumurtalarını tanıyabilir. Asalak yumurtalarını tanıyan yetişkinler ya yumurtaları yuvadan atarlar, ya da yuvayı terk edip yeni bir yuva ve kuluçka kurarlar.

En etkileyici kuluçka asalağı uyarlanması yumurta taklitçiliğidir (Rothstein ve Rpbinson 1998). Avrupa guguk kuşunun (*Cuculus canorus*) her toplumu değişik konak türleri seçen ve tercih edilen konağın yumurtalarına benzeyen yumurtalar bırakan farklı fenotiplere sahiptir (Şekil 18.11 B). Başka bireyler konağın yumurtalarını taklit etmeyen yumurtalar bırakırlar. Bazı konaklar, guguk kuşu yumurtalarını kabul ederken, bazıları sıklıkla onları yuvadan atar ve başkaları asalak yumurtaları bulunan yuvaları terk eder. Belirli kuş türlerinin yuvalarına yapma yumurtalar bırakıp, kuşların tepkisini gözleyen Nicholas Davies ve Michael Brooke (1998),



Şekil 18.11 (A) Anababası üvey olan bir kamış bülbülü (*Acrocephalus scirpaceus*) tarafından beslenen bir Avrupa gugukkuşu (*Cuculus canorus*). (B) Gugukkuşu yumurtalarında öykünmeci polimorfizim. Sol sütun gugukkuşuna konaklık eden altı türün yumurtalarını gösterir (yukardan aşağı: kızılgerdan, ak kuyruksallayan, dağbülbülü, kamış bülbülü, çayır incirkuşu, büyük kamış bülbülü). İkinci sütun gugukkuşunun her yuvaya bıraktığı yumurtayı gösterir. Sağdaki sütun ise bilim adamları tarafından ret davranışını sınamak için yerleştirilen yapay yumurtaları gösterir. (A © David Kjaer / naturepl.com; B fotoğraf M. Brook tarafından sağlanmıştır, N. B Davies'in izniyle.)

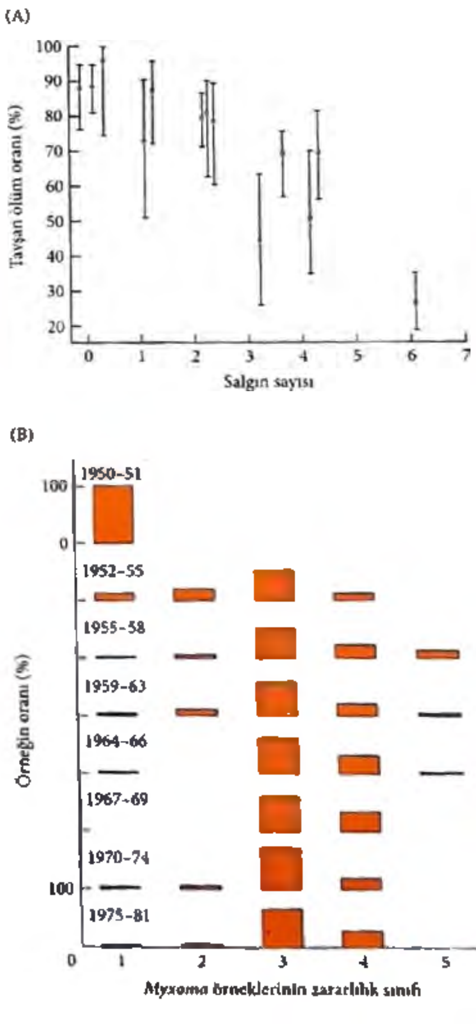
guguk kuşları tarafından konak olarak kullanılmayan (yuvaların ya da beslenme alışkanlıkların uygun olmaması nedeniyle) kuş türlerinin genelde yumurtaları yuvadan atmadığını gösterdi. Diğer taraftan guguk kuşlarının tercih edilen konaklarının arasında, yumurtaları taklit edilen türlerin yapma yumurtaları, yumurtaları taklit edilmeyen türlere göre daha sık reddettiğini gösterdiler. Bu türler açıkça kuluçka asalaklarına karşı evrimleşmiştir. Dahası guguk kuşlarının bulunmadığı İzlanda'da bulunan iki konak toplumu asalak yumurtalarını reddetmezken, aynı türlerin guguk kuşlarının bulunduğu İngiltere'deki toplumları asalak yumurtalarını reddeder. Şaşırtıcı olarak reddetme davranışı sıkça konak olarak kullanılan türler ve nadiren konak olarak kullanılan türler arasında bir değişiklik göstermez. Davies vd., bugün ender olarak konak olan türlerin geçmişte sıklıkla konak olduğundan şüphelenir.

Bulaşıcı hastalık ve asalağın zararlı etkisinin evrimi

Bir asalağın karşılaştığı en büyük iki engel, bir konaktan öbürüne geçmek (ya da dölünün bir konaktan öbürüne geçmesini sağlamak) ve konağın direncinin üstesinden gelmektir. Bazı asalaklar konaklar arasında **dikey**, konaktan döllerine geçerek, hareket ederler. Örneğin *Wolbachia* bakterileri konak böceklerden yumurtalarına geçer (bkz. Bölüm 15). Başka asalaklar **yatay** olarak konaklar arasında çevre yoluyla (hapşırıkla yayılan grip virüsleri gibi), konaklar arası temas ile (belsoğukluğuna neden olan ve cinsel yolla bulaşan bakteriler gibi) ya da taşıyıcılar (sivrisinekler tarafından taşınan sarıhumma ve sıtma gibi) vasıtasıyla hareket ederler.

Asalakların konakları üzerindeki etkileri çeşitlilik gösterir. Konağının hayatta kalmasını ya da üremesini zorlaştıran asalaklar **zararlı** kabul edilir. Burada asıl konumuz zararlılığın derecesini etkileyen evrimsel etkenleri anlamaktır. Bu konunun tıbbi önemi çok büyüktür, çünkü bakteri ve virüsler gibi mikroskobik asalaklarda zararlılık çok hızlı evrimleşebilir (Ewald 1994; Bull 1994). Zararlılığın düzeyi hem konağın hem de asalağın evrimine bağlıdır. Örneğin (Fenner ve Ratcliffe 1965), Avrupa tavşanının (*Oryctolagus cuniculus*) Avustralya'da önde gelen bir zararlı haline gelmesinden sonra, tavşan nüfusunu kontrol altına almak amacıyla Güney Amerika tavşanlarından alınan myxoma virüsü topluma salındı. Virüsün bırakılmasından sonra düzenli aralıklarla doğadaki tavşanların virüsün laboratuar ırkına karşı direnci (Şekil 18.12A) ve doğadan toplanan virüsün laboratuar tavşanlarında zararlılığı (Şekil 18.12B) ölçüldü. Zaman geçtikçe tavşanlarda direncin arttığı ve virüslerin zararlılığının azaldığı gözlenmiştir. Neredeyse zararsız virüs ırkları görüldüğü halde bütün virüs toplumu zararsız hale gelmemiştir.

ZARARLILIĞIN EVRİMİNİN KURAMI. Birçok insan asalakların, kendi varlığının konak canlıya bağlı olmasından dolayı, daha az zararlı olacak şekilde evrimleşeceğini düşünür. Oysa bir asalak birçok etkene dayanarak daha zararlı ya da daha iyi huylu olarak evrimleşebilir (May ve Anderson 1983; Bull 1994; Frank 1996).



Şekil 18.12 Myxoma virüsünün Avustralya'da bulunan tavşan toplumlarına salınmasından sonra, tavşanlar ile myxoma virüsü arasında birlikte evrim. (A) Doğadan toplanan tavşanların standart virüsle karşılaştıklarında ölüm oranı doğadaki toplumlar daha fazla salgına maruz kaldıkça düşümüştür. (B) Doğadan toplanan virüs soyları standart tavşanlar üstünde sınanmış ve zararlılıklarına göre 1'den (en düşük) 5'e (en yüksek) kadar sınıflandırılmıştır. Ortalama zararlılık zamanla düşmüş ancak orta seviyede sabitlenmiştir. (A Fenner ve Ratcliffe1965'e göre; B May ve Anderson 1983'den.)

Bir asalak fenotipinin uyum başarısı döllerinin bulaştığı konak sayısı ile doğru orantılıdır ve R_0, asalağın bir konaktan kaç konağa yayıldığını gösteren sayı, ile gösterilebilir:

$$R_0 = \frac{bN}{v + d + r}$$

N asalağın bulaşabileceği konak sayısı, *b* asalağın herhangi bir konağa bulaşma olasılığı, *v* konakların asalaktan dolayı ölüm oranı (bu değer asalağın zararlılığının bir fonksiyonudur), *d* konakların asalaktan bağımsız olarak ölüm oranıdır ve son olarak r asalak bulaşmış konakların asalaktan kurtulma ileriye dönük bağışıklık kazanma oranıdır. Böylece payda konakların asalağın hedef grubundan çıkış oranıdır (aynı zamanda yeni konaklara asalak bulaştıracak gruptan da çıkış oranı). Birçok durumda *b* asalağın konak içerisinde üreme hızına bağlıdır, ancak bu değişken aynı zamanda *v*'ye de bağlıdır çünkü asalak üremek için konağın kaynaklarını kullanır. Dolayısıyla *b* ile *v* birbirleriyle ilişkili olabilir, bu durumda asalak daha zararlı olacak şekilde evrimleşir. Ancak eğer *v* çok artarsa, konak asalaklar başka konaklara geçemeden ölebilir, yani aşırı zararlılığa karşı bir seçilim vardır.

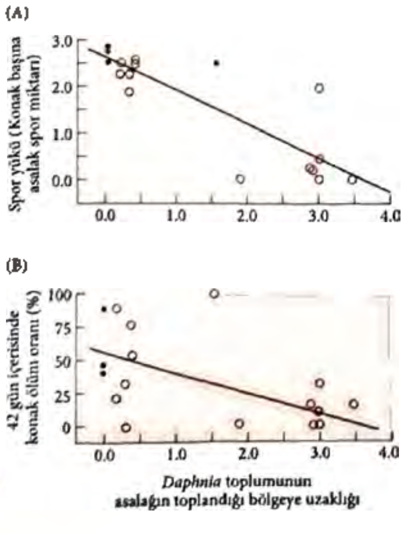
Evrimleşen zararlılığın düzeyini etkileyen birçok etken arasında üç tanesi öne çıkar. Birincisi, her konağın geçici bir asalak toplumu (birim toplum) barındırdığı düşünülebilir. Başka konaklara geçmeden mevcut konaklarını öldüren asalak birim toplumları, asalak toplumuna daha iyi huylu birim toplumlardan daha az katkıda bulunacaktır, yani birim toplumlar arası seçilim düşük zararlılığı destekler. Eğer bir tür sadece bir bireyin ya da yakın akraba olan bireylerin konağıysa, birim toplumlar akraba gruplar olarak görülür ve birim toplumlar arası seçilim yakın (akraba) seçilimiyle eşdeğerdedir. Bu şartlar altında birim toplumlar arası seçilim çok önemlidir ve düşük zararlılık evrimleşebilir. Diğer taraftan bir tür eğer birden fazla ve akraba olmayan fenotipe sahip asalakların konağıysa, birim toplumlar arası seçilim en hızlı üreyen fenotipi seçecektir. Bu nedenle birden bulaşmanın sık görüldüğü durumlarda yüksek zararlılık beklenir (Frank 1996).

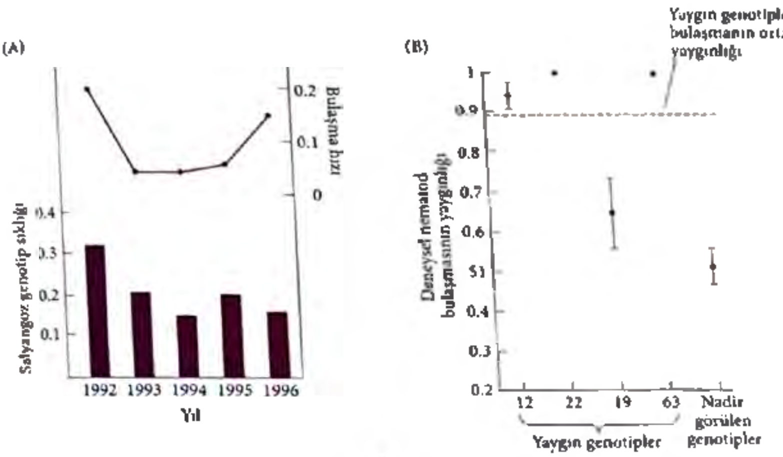
İkincisi, eğer konağın asalağa karşı hızla bağışıklık kazanabildiği durumlarda (örn. eğer yukarıdaki denklemde *r* büyükse), hızlı üreyen, konağın bağışıklık sisteminden daha hızlı olan, asalaklar seçilir. Hızlı üreme zararlılığı arttırdığı için, etkili bir bağışıklık sistemi (ya da asalağı hızla öldüren bir ilaç) zararlılığın evrimine katkıda bulunabilir.

Üçüncü önemli etken, asalağın yatay ya da dikey olarak geçiş yapmasıdır. Yatay geçiş yapan asalakların yayılması konaklarının üremesine (ya da uzun dönemde canlı kalmasına) bağlı değildir. Öbür taraftan dikey geçiş yapan bir asalağın dölleri doğrudan bir sonraki kuşağa aktarılır, dolayısıyla *b* doğrudan konağın üreme başarısına bağlıdır. Bu nedenle dikey geçiş yapan asalakların daha az zararlı olacak şekilde evrimleşeceğini bekleriz. Bu hipotez bakterileri hedef alan bir virüsün kullanıldığı ve yatay geçişin engellendiği bir deneyle desteklenmiştir. Söz konusu deneyde bakterilerin üremesini yavaşlatan virüs fenotipinin sıklığı azalırken, daha iyi huylu olan fenotipinin sıklığı artmıştır (Bull vd. 1991)

DOĞAL TOPLUMLARDA ZARARLILIK VE DİRENÇ. Planktonik bir krustase olan *Daphnia magna*, midesinde üreyen ve sporlarını dışkıyla bırakan bir tek hücreli asalağa (*Pleistophora intestinalis*) konaklık eder. Asalak bulunduran ve bulundurmayan çiftlerden oluşan bir deneyde, asalak bulunduran bireydeki asalak sayısıyla, bulundurmayan bireye asalak bulaşma olasılığının doğru orantılı olduğu saptandı. Dahası asalaklar kendi toplumlarına ya da yakın toplumlara ait bireylere bulaştıklarında, farklı toplumlardaki bireylere bulaştıkları zamanlara göre daha çok spor üretip, daha yüksek ölüm oranına neden olurlar (Şekil 18.13). Bu asalak toplumları yerel konak toplumlarına uyarlanmıştır ve aynı yurtlu konak toplumlarından çok aynı yurtlu konak toplumlar üzerinde daha zararlı olması, asalakların daha iyi huylu olma yönünde evrimleşeceğine dair iyimser hipotezle çelişmektedir.

Şekil 18.13 Sporla üreyen asalağın üç soyunun uyum başarıları ve konak su piresi *Daphnia magna* üzerinde etkileri. Farklı renklerle gösterilen her soy, kendi bölgelerinden (içi dolu daireler) ve başka bölgelerden (çemberler) konaklarla sınanmıştır. (A) Konak başına üretilen asalak sporu aynı bölgeden konaklarda en yüksektir. Bu her soyun yerel konak toplumlarına uyarlandığını gösterir. (B) Konak ölüm oranı asalakla aynı ya da yakın bölgelerden alınmış konaklarda en yüksektir. Bu asalakların birlikte evrimleştiği konak toplumlarına karşı daha zararlı olduğunu gösterir. (Ebert 1994'e göre)





Şekil 18.14 Yeni Zelanda tatlı su salyangozlarında trematod direncinin sıklığa bağlı seçilimine dair kanıt. (A) Bulaşma oranı, eşeysiz üreyen bir salyangoz genotiplerinin (burada 12. genotip ile temsil edilmektedir) sıklıklarındaki değişimleri takip eder, bu bir genotipin uyum başarısının sıklığıyla ters orantılı olduğunu düşündürür. (B) Yakın zamanda yaygın olan dört genotipin üçünün klonları nematod bulaşmasına karşı kırk nadir bulunan klona göre daha hassastır. (Dybdahl ve Lively 1998'e göre.)

Mark Dybdahl ve Curtis Lively tarafından 1998 yılında tatlı su salyangozları (*Potamopyrgus antipodarum*) ve trematod asalakları (*Microphallus* sp.) üzerinde yaptıkları araştırma, hem birlikte evrim hem de eşeysel seçilimin yararı (bkz. Şekil 17.21) için kanıt sağladığı için özellikle ilginçtir. Salyangoz toplumunda hem eşeyli üreyen bireyler, hem de döllenmemiş yumurtalarla üreyen partenogenetik bireyler bulunur. Trematod asalak salyangoza bulaştığı zaman hızla ürer ve salyangozu kısırlaştırır. *Daphnia magna*'nın mikrosporid asalağı gibi trematodlar kendi toplumlarından salyangozlara, diğer toplumlardan salyangozlara göre daha yüksek bulaşma yetisine sahiptir. Çoğunlukla eşeysiz üreyen bireylerin bulunduğu bir gölde, allozim belirteçleriyle belirlenen genotip sıklıkları beş yıl sürecinde değişmiştir. Her genotipe bulaşma oranı farklı genotip klonlarının sıklığının zirve yapmasından bir sene sonra en yüksek düzeye ulaşır (Şekil 18.14 A). Bu gözlem düşük sıklıkta görülen genotiplerinin, çok rastlanan asalak genotiplerine karşı direnç sağladıkları (ve bu üstünlüğü sıklıkları arttıkça kaybettiklerini, Şekil 18.6) için evrimsel bir üstünlüğe sahip olduklarını düşündürür. Bu hipotez, düşük sıklığa sahip olan 40 klon ile sıklıkla asalak bulaşan 4 klonu, asalağa maruz bırakarak kontrol edilmiş, nadir görülen klonlara sahip bireylerin daha dirençli olduğu gösterilmiştir (Şekil 18.14B). (17. Bölümde belirtildiği gibi eşeyli üreme, yeni ender genotipleri meydana getirebileceği için, evrimsel üstünlüğe sahip olabilir.)

Karşılıklı Ortaklık

Karşılıklı ortaklık (mutualizm) iki türün de yarar sağladığı karşılıklı etkileşimlerdir. **Ortakyaşam** içeren karşılıklı ortaklıkta bireyler hayatlarının büyük bölümünde yakın ilişki içindedirler. Bazı karşılıklı ortaklıklar uç uyarlanmaların evrimleşmesini desteklemiştir. Uzun dilli güveler tarafından tozlaştırılan çiçekler genelde uzun, tüp benzeri taçyapraklara sahiptir ve kokuları gün batımında ya da gece belirginleşir. Darwin, bir Londra serasında Madagaskar'a özgü bir orkide olan *Angraecum sesquipedale* ile ilk kez karşılaştığında, Madagaskar'da benzer uzunlukta bir dile sahip olan bir güve olması gerektiği tahmininde bulundu. Bir yüzyıldan uzun süre sonra, Darwin'in tanımladığı gibi 24 santimetreden uzun dilleri olan sfenks güveleri keşfedildi ve söz konusu orkide ve akrabalarını tozlaştırdıkları görüldü (Şekil 18.15; Nilsson vd. 1985)

Türlerin Kökeni'nde Darwin okuyucularına, bir türün sadece başka bir türün yararı için biçim değiştirdiği bir örnek bulmaları için meydan okur, "Çünkü bu gibi bir durum doğal seçilim ile ortaya çıkmış olamaz." Kimse Darwin'in bu iddiasını yanıtlayamamıştır. Karşılıklı ortaklık özgecilik değil karşılıklı yararlanmadır, her tür karşısındakinden bir şey elde eder. Bir takım karşılıklı ortaklık aslında asalak ya

(A)



(B)



Şekil 18.15 Karşılıklı ortaklık uç uyarlanmalara neden olabilir. (A) *Angraecum sesquipedale* çok derin bir nektar haznesine sahip bir orkidedir. (B) Uzun hortumlu sfenks güvesi *Xanthopan morganii praedicta A. sesquipedale*'yi tozlaştırır. Darwin bir Londra serasında orkideyi gördükten sonra böyle bir tozlaştırıcının varlığını öngörmüştür. (A © Gerald ve Buff Corsi / Kaliforniya Bilim Akademisi; B © Londra Doğa Tarihi Müzesi)

da başka sömürücü ilişkilerden ortaya çıkmıştır. Örneğin, avize ağaçları (*Yucca*, Agavaveae) sadece dişi avize ağacı güveleri (*Tegeticula* ve *Parategeticula*) tarafından tozlaştırılır. Bu güveler dikkatlice tozlaşmayı sağladıktan sonra yucca çiçeğinin içerisine yumurtalarını bırakırlar (Şeli 18.16A). Güve larvaları gelişmekte olan tohumlardan sadece bir kısmını tüketir. *Tegeticula*'nın en yakın akrabalarının bir kısmı gelişen tohumlarla beslenir ve bu türlerden sadece birisi yumurtalarını bırakırken rastlantısal olarak çiçeğin tozlaşmasını sağlar, bu tür tohum avcılığı ile karşılıklı ortaklık arasındaki basamağın ne olabileceğine bir örnektir (Şekil 18.16B)

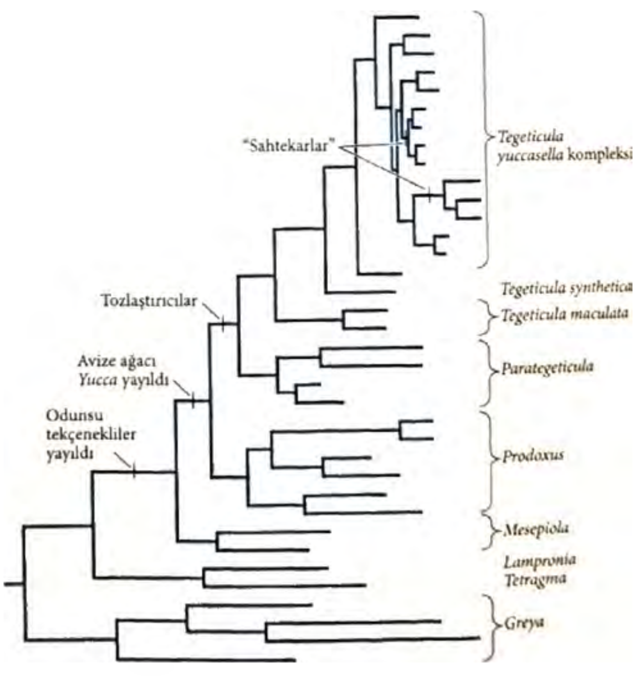
Karşılıklı ortaklıkta her zaman çatışma ihtimali vardır, çünkü bedelini vermeden karşılıklı ortaklık ilişkisinden payına düşeni almaya çalışarak "hile" yapmaya eğilimli olan fenotiplerin dürüst fenotiplere karşı bir üstünlüğü olması olasıdır. Bu nedenle doğal seçilim başkalarını kendi çıkarına kullanmaya karşı korunma mekanizmalarını destekler (Bull ve Rice 1991). Dahası bireyin çıkarının ortağının uyum başarısına bağlı olduğu durumlarda seçilim dürüst fenotipleri destekler (Herre vd. 1999). Yani karşılıklı ortaklığın evrimsel kararlılığını korumasını sağlayan etkenler; endosimbiyontların anababadan yavrularına geçişini, aynı ortakla ömür boyu ya da tekrarlı ilişki kurmayı ve ortak değiştirmek ya da başka kaynaklar kullanmanın mümkün olmamasını içerir. Gerçekten birtakım karşılıklı ortaklıklar bu ilkelerle

Şekil 18.16 Avize ağacı (Yucca) güveleri ve evrimsel tarihleri. (A) *Tegeticula* cinsinden avize ağacı güveleri sadece çiçeklere yumurta bırakmaz, aynı zamanda özelleşmiş ağızlarıyla yumurta bıraktıkları çiçekleri tozlaştırırlar. (B) Avize ağacı güvelerinin, önemli evrimsel değişimleri gösteren, filogenisi. *Greya* gibi temel cinslerdeki bazı türler yumurta bıraktıkları çiçekleri istemsiz olarak tozlaştırırlar. Samimi karşılıklı ortaklık *Tegeticula* ve *Parategeticula* cinslerinin atasında evrimleşmiştir ve sahtekârlık *Tegeticula* içinde iki defa bağımsız olarak evrimleşmiştir. (A O. Pellmyr'ın izniyle, B Pellmyr ve Leebens-Mack 1999'a göre.)

(A)



(B)



uyumludur. Örneğin yaprakbitlerinin hücrelerinde yaşayan ve kuşaklar arasında aktarılabilen *Buchnera* bakterilerinin tamamı, bilindiği kadarıyla, yaprak bitleriyle karşılıklı yaşarlar. Diğer taraftan, bu her zaman geçerli bir kural değildir, kuşaktan diğerine aktarılan birçok endosymbiyont konaklarına zararlıdır.

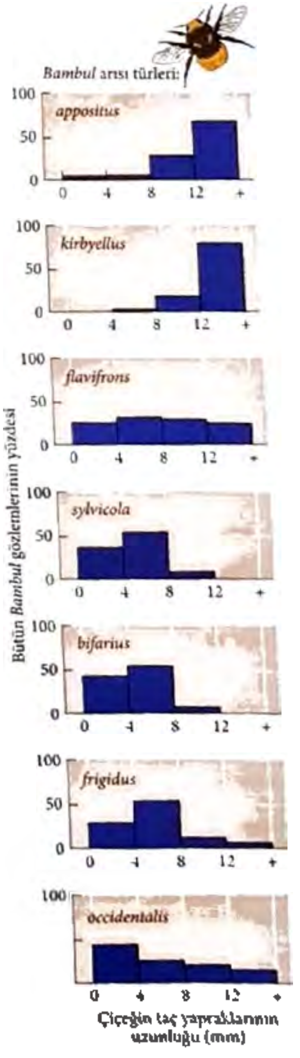
Evrimsel kararlılığın nasıl sağlanabileceğinin bir örneği avize ağacıyla tek tozlaştırıcısı olan güveler arasındaki etkileşimlerden gözlenebilir (Pellmyr ve Huth 1994). Genelde güveler her çiçeğe sadece birkaç yumurta bırakır ve böylelikle larvalar gelişen tohumların sadece küçük bir kısmını tüketir. Güve her çiçeğe daha fazla yumurta bırakabilir, aslında yumurtalarını birçok çiçek arasında paylaştırırlar. Neden güve her çiçeğe az sayıda yumurta bırakır? Cevabın bir parçası bitkinin, sahip olduğu birçok çiçekten (500–1000 arasında) her birini meyveye olgunlaştıracak kadar çok kaynağı olmamasıdır. Pellmyr ve Huth suni olarak tozlaştırdıkları çiçeklerden sadece yüzde 15'inin olgunlaştığını geri kalanların bitkiden atıldığını gördü. Saha çalışmalarında bitkiden atılmış çiçeklerin içerisinde bitkide kalan çiçeklere göre daha fazla yumurta olduğu saptandı, bu durum bitkinin üzerine çok yumurta bırakılan çiçekleri atmaya daha yatkın olduğunu düşündürür. Çiçeklerin atılması güve üzerinde ciddi bir seçici baskı uygular, çünkü bir çiçeğe çok yumurta bırakan güvelerin yavruları bitkiden atılıp öleceklerdir. Böylece güveler de bireysel seçilimle kendi çıkarları uyarınca bir dizginleme mekanizması evrimleşmiştir.

Karşılıklı ortaklık her zaman evrimsel süreçte kararlı olamaz, birçok tür hile yapar. Örneğin birçok orkide türü tozlaştırıcılarına hiç nektar sağlamaz. Hatta bazı orkide türleri dişi böcek kokusu salgılayarak erkek böceklerin çekerler, erkek böcek çiçekle çiftleşmeye çalışırken orkidenin tozlaşmasını sağlar (bkz. Şekil 11.2). Karşılıklı ortaklık kuran atasal avize ağacı güvesinden tozlaşmaya yardımcı olmayan iki soy hattı evrimleşmiştir, bu türler o kadar çok yumurta bırakırlar ki larvaları bütün tohumları yer (Şekil 18.16 B). Bu hilebazlar bitkinin çiçek atma savunmasından korunmak için yumurtalarını, çiçeklerin atıldığı hassas dönemden sonra bırakırlar (Pellmyr ve Leebens-Mack 1999).

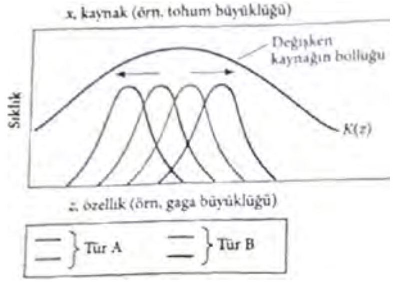
Çekişme Etkileşimlerinin Evrimi

Birçok türün nüfus yoğunluğu, en azından zaman zaman, yiyecek, yaşam alanı ya da yuva sayısı ile sınırlanır. Bundan dolayı, birçok tür kendi içerisinde (Tür İçi Çekişme) ve tamamen ya da kısmen aynı kaynakları kullanan türler birbirleriyle (Türler Arası Çekişme) kaynaklar için çekişir. Darwin çekişmenin kaynak kullanımında farklılaşmanın seçilmesini sağlayacağını öne sürmüş ve bunu türlerin ortaya çıkışları ve farklılaşmaları için önemli bir etken olarak görmüştür. Bugün elimizde çekişme karşılığında evrimin türlerin uyarlanarak yayılmalarının en önemli nedenlerinden birisi olduğuna dair çok kanıt vardır (Schluter 2000).

Ekologlar aynı yurtlu hayvan türlerinin kaynak kullanımında ayırt edici farklılıklara sahip olduklarını göstermişlerdir (Şekil 18.17). Bu gibi farklılıkların en azından kısmen çekişmeden kaçınmak için evrimleştiği düşünülebilir. Genotipleri farklı olan bireylerin (örn. tohum yiyen kuşlarda gaga uzunluğu) farklı kaynakları kullandığını (örn. farklı büyüklükte tohumlar), iki türün bu özellikte çok çeşitli olduğunu ve iki türün sıklık dağılımlarının yüksek ölçüde üst üste oturduğunu varsayın. Bireylerin çoğu hem kendi türlerine ait hem de başka türlere mensup bireyler ile çekişecektir (Şekil 18.18). Eğer kaynak geniş bir çeşitlilik gösteriyorsa, uç genotiplere (örn. Çok küçük ya da çok büyük gagalara) sahip bireyler daha merkezi genotiplere sahip bireylere göre sayıca az oldukları için daha az tür içi ve aynı kaynakları kullanma olasılıkları daha düşük olduğu için daha az türler arası çekişmeye



Şekil 18.17 Yakın türlerin kaynak kullanımları arasındaki farklılıklar Colorado'da bulunan bambul arılarında (Bombus) gösterilmiştir. Bazı türler farklı uzunluklarda taç yaprakları olan çiçeklerden (genelde farklı türler) polen ve nektar toplar. Bu farklılıklar arının hortum uzunluğu ile bağıntılıdır. Benzer uzunlukta taç yaprakları olan çiçekleri kullanan türler ise farklı yüksekliklerde yaşarlar. Örneğin, *B. appositus* ve *B. kirbyellus* sırasıyla alçak ve yüksek yaşam alanlarında bulunurlar. *B. frigidus*, *B. bifarus* ve *B. sylvicola* bu sırada artan yüksekliklerde dağılım gösterirler. (Pyke 1982'ye göre.)



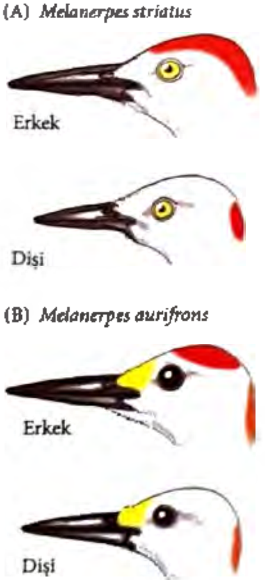
Şekil 18.18 Çekişme sonucu evrimsel farklılaşmanın bir modeli. Yatay eksen bir kaynakla, yenilen besinlerin ortalama büyüklüğü gibi, yakından ilişkili nicel bir fenotipik özelliği, gaga derinliğini gibi, (z) gösterir. K(z) eğrisi değişken büyüklükteki besinlerin sıklık dağılımını temsil eder. Çeşitlilik gösteren iki türün (yeşil ve turuncu) z değerleri, ve ihtiyaç duydukları besin çeşitleri, başlangıçta büyük ölçüde çakışır. Her türün öbür türün üyeleri ile en az çakışan bireyleri daha düşük çekişmeye maruz kalır ve daha yüksek uyum başarısına sahip olabilir. İki tür üzerindeki farklılaştıran seçilimin özellik dağılımlarında daha az çakışacak bir kaymaya (kırmızı, koyu yeşil) neden olması beklenir.

maruz kalacaklardır. Bu nedenle en uç fenotiplar en yüksek uyum başarısına sahip olacaktır. Bu gibi yoğunluğa bağlı farklılaştırıcı seçilim türlerin kaynak kullanımları daha az örtüşecek şekilde evrimleşmelerini ve genotip dağılımlarının birbirinden uzaklaşmasını sağlayabilir (Slatkin 1980; Taper ve Case 1992). Türler arası çekişme sonucunda farklılaşmaya genelde **ekolojik özellik kaydırımı** adı verilir.

Lokuslarda yeniden birleşim kaynak kullanımını belirleyen çok genli özelliklerin çeşitliliğini sınırlayacağı için (bkz. Bölüm 13), sadece bir ya da iki tür geniş bir kaynak tayfının tamamını kullanamaz. Bu durumda başlangıçtaki iki türden farklı bir ya da daha fazla ek tür birliğe girebilir. Yeni ve eski türler çekişmeyi en aza indirmek için kaynak kullanımlarını kaydıracak şekilde evrimleşebilirler. Türler, yaşam alanı kullanımı gibi, çekişmeyi azaltacak başka alanlarda da evrimleşebilirler. Örneğin Şekil 18.17'de görülen bambul arısı türlerinin bir kısmının hortum uzunlukları ve dolayısı ile kullandıkları çiçekler farklılık gösterdiği halde başkalarının hortumları benzer uzunluktadır, ancak bu türler faklı yaşam alanlarında bulunurlar (örn. farklı yükseklikler).

Brown ve Wilson (1956) iki türün aynı yurtlu toplumlarının ayrı yurtlu toplumlarından bir özellikte daha fazla farklılık gösterdiği durumu açıklamak için özellik **kaydırımı (character displacement)** terimini kullanmışlardır. Bu durumun bir nedeni özelliğin besin ya da başka bir kaynağın kullanımı ile ilgili olması ve kaynak kullanımında farklılaşarak evrimleşmeleridir, yoksa kaynak için çekişmek zorunda kalacaklardır. (Bu nedenle özellik kaydırımı genelde çekişme sonucu farklılaşma anlamında kullanılır.) Brown ve Wilson'un tanımladığı coğrafi örüntü, çekişme sonucu farklılaşmanın en güzel kanıtlarından bazılarını sağlamıştır (Taper ve Case 1992; Schluter 2000). Örneğin, Galápagos yer ispinozları *Geospiza fortis* ve *G. Fuliginosa* birlikte bulundukları yerlerde gaga boyutunda tek bulundukları yerlere göre daha fazla farklılık gösterirler (bkz. Şekil 9.27). Gaga boyutundaki farklılıklar kuşların değişik boyutlardaki ya da sertliklerdeki tohumları etkili olarak kullanabilmesi ile bağıntılıdır ve ispinozların nüfus yoğunlukları genelde besinle sınırlıdır, bu da çekişmeye yol açar (Grant 1986). Oldukça benzer bir örnek *Gasterosteus aculeatus* kompleksine ait dikenli balıklarda görülür. Kuzey Amerika'nın kuzeybatısında, bazı göller birisi dipte birisi açık suda yaşayan üreme açısından yalıtılmış ikişer tür bulundurur (bkz. Şekil 16.8), bu türlerin vücut biçimleri, ağız yapıları, solungaç dikenlerinin uzunluğu ve sayıları farklıdır. Başka göllerde ara morfolojiye sahip tek tür yaşar (Schluter ve McPhail 1992).

Ekolojik salınma bir türün ya da toplumun tek başına bulunduğunda kaynak kullanımında ve ilgili fenotip özelliklerinde çekişen türlerle bir arada bulunduğuna göre daha fazla çeşitlilik gösterdiği bir durumdur. Ekolojik salınma genelde ada toplumlarında görülür. Örneğin, Cocos Adası'nda (Pasifik Okyanusu'nda, Galápagos Adaları'nın kuzeydoğusunda) bulunan tek ispinoz türü, birçok ispinoz türünün bulunduğu Galapagos Adaları'nda ki akrabalarına göre çok daha fazla besini kullanabilir ve çok daha fazla şekilde besin toplayabilirler (Werner ve Sherry 1987). Benzer şekilde Karayip adası Hispaniola'da bulunan tek ağaçkakan türü kıtada yaşayan ve başka ağaçkakanlarla birlikte yaşayan yakın ağaçkakan türlerine göre daha fazla eşeye bağlı dimorfizim gösterir ve iki eşey farklı yerlerde ve biçimlerde besin toplar (Şekil 18.19; Selander 1966).



Şekil 18.19 Ekolojik salınma Hispaniola Adası'nda bulunan tek ağaçkakan türü olan *Melanerpes striatus*'un (A) erkeği ve dişisinin gaga boyutları arasındaki fark, kıtada başka ağaçkakan türleriyle aynı yurtlu yaşayan *M. aurifons* (B) gibi türlerdekine göre daha fazladır. Gaga büyüklüğü beslenme davranışıyla yakından ilişkilidir, bu nedenle eşeye bağlı dimorfizimin yüksek olması *M. striatus*'un daha geniş bir kaynak tayfının kullanılmasını sağlar (Selander 1966'ya göre).

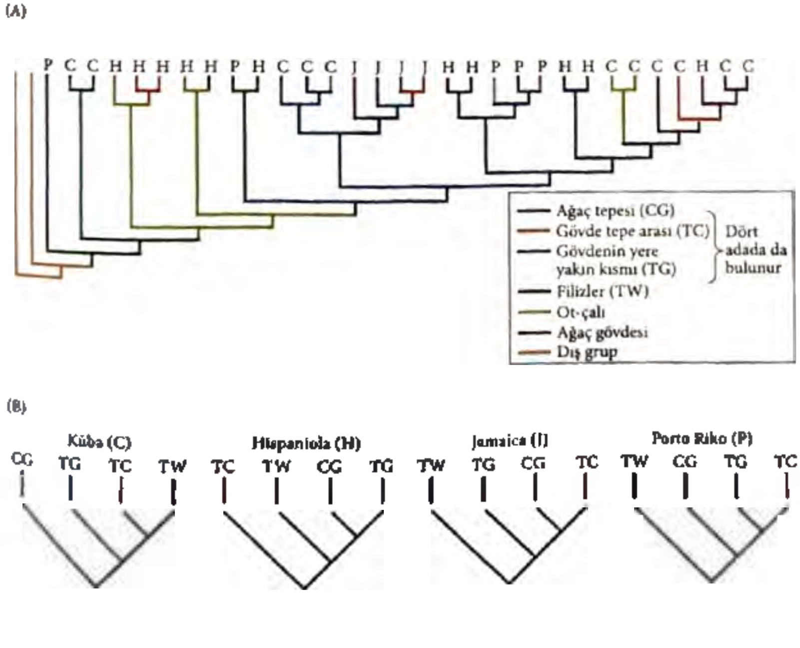
Birlik örüntüleri

Türler arası etkileşimler arasında, çekişme ekologların birliklerde görülen tekrarlanan örüntüleri bulup açıklama çabasında öne çıkmıştır. Çekişmenin günümüzdeki topluluklarda tür çeşitliliğini sınırladığı düşünülür ve çekişme tür çeşitliliğini evrimsel zamanın uzun dönemlerinde etkilemiş olabilir (bkz. Bölüm 7).

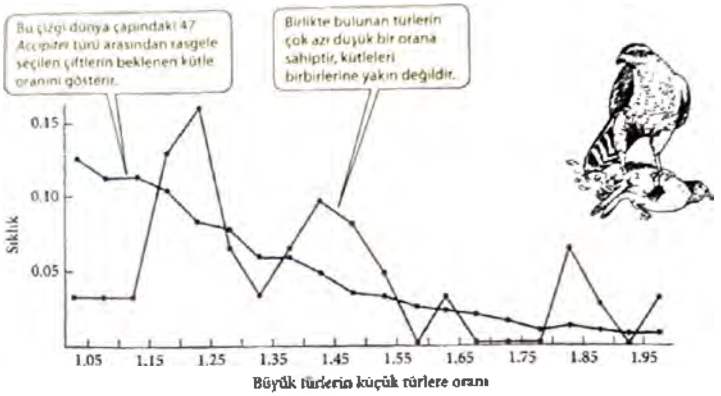
Ekolojik etkileşimler bir ölçüde, karşılıklı etkileşim içinde bulunan türlerin evrimini öngörülebilen yollarda yönlendirip, benzeşen örüntüler ortaya çıkarabilir. Bu durum her zaman gözlenmez, örneğin Afrika'da bol bulunan toynaklı hayvanlar yarasalara bol miktarda besin sağlayabileceği halde, kan içici yarasalar sadece Amerika'nın tropik kesimlerinde bulunur. Benzer şekilde, Kuzey ve Güney Amerika çöllerinde bulunan kertenkelelerin tür çeşitliliği iki kıtada da, kertenkele çeşitliliğinin çok yüksek olduğu ve kertenkelelerin çöllerin yanı sıra sadece birkaç Amerika kertenkelesinin yaşam alanı olarak kullandığı sulak alanlarda da yaşadığı, Avustralya'ya göre düşüktür (Schulter ve Ricklefs 1993).

Buna karşın, benzeştirici evrim bazı şaşırtıcı derecede kararlı örüntüler meydana getirmiştir. Örneğin altıncı bölümde Karayip Adaları'ndaki *Anolis* kertenkelelerinin her biri morfolojik ve ekolojik olarak birbirinin yerini tutan ve farklı küçük ölçekli yaşam alanlarında yiyecek arayan ilginç koşut evrimini gördük (Şekil 6.21). Küba, Hispaniola, Jameica ve Porto Riko adalarının her birinde ağaç tepeleri, gövde tepe arası, dallar ve gövdenin yere yakın kısmı olmak üzere dört farklı küçük ölçekli orman yaşam alanında yiyecek aramak için uyarlanmış dört farklı **ekomorf** içeren filogenetik dallar bulunur. Bu örüntünün en mantıklı yorumu, adalarda yeni türler ortaya çıktıkça çekişmeden kaçınmak için daha önce kullanılmayan küçük ölçekli yaşam alanlarına uyarlanacak şekilde evrimleşmiş olmalarıdır.

Benzer şekilde, ormanda yaşayan ve başka kuşlarla beslenen atmaca (*Accipiter*) türlerinin vücut ağırlıkları ile avladıkları türlerin boyutları bağıntılıdır. Aynı yurtlu *Accipiter* tür çiftlerinin vücut ağılıkları arasındaki fark, dünyada bulunan 47 tür arasından rasgele seçilen bir çiftin vücut ağırlıkları arasında ki farktan çarpıcı olarak daha fazladır (Şekil 18.21; Schoener 1984). Bu gibi örnekler ekolojik düzenin ilkelerinin evrimsel farklılaşmayı bir miktar öngörülebilir kılacağını gösterir.



Şekil 18.20 (A) Büyük Antiller'de bulunan *Anolis* türlerinin moleküler filogenisi ekomorf sınıfları arasında sık geçişler olduğunu gösterir. Üstteki harfler her türün bulunduğu adayı gösterir. (C, Küba; H, Hispaniola; J, Jamaica; P, Porto Riko). (B) Dört adada da bulunan ekomorfların her ada için filogenetik ağaçları, bütün filogenetik ağaçtan alınmıştır (Losos vd. 1998'e göre)



Şekil 18.21 Dünya çapında kuşla beslenen atmacaların (*Accipiter*) birlikte bulunan türleri arasındaki kütle farkı rasgele seçilen türler arasında beklenen kütle farkından yüksektir. Farklı büyüklükteki atmacalar farklı türleri avlarlar. Bu veriler ya birlikte bulunan türlerin çekişmeyi azaltmak için avladıkları türlerde farklılaştıklarını ya da sadece farklı türleri avlayan atmacaların birlikte bulunabileceğini gösterir (Schoener 1984'e göre).

Çok türlü etkileşimler

Ekolojik birlikteki her tür birkaç ya da birçok türle etkileşir. Bunun sonucu olarak bir türle etkileşiminin evrimsel sonucu başka bir türle etkileşiminden birçok şekilde etkilenebilir. Bu fikri iki örnek açıklar.

ÜÇ TÜR İÇEREN BİR SEÇİLİM MOZAİĞİ. John Thompson (1999) bir türün başka türler ile etkileşimi sonucu oluşan seçilimin coğrafi toplumlar arasında farklılık gösterebildiğini ve bir birlikte evrim coğrafi mozaiği oluşturabileceğini gözlemiştir. Seçilim bazı bölgelerde öbürlerine göre daha güçlü olabilir, hatta farklı bölgelerde farklı özellikler seçilebilir ve toplumlar arası gen akışı yetersiz uyarlanmaya neden olabilir. Craig Benkman ve arkadaşları (Benkman 1999; Benkman v.d. 2003) bir tür çam (*Pinus contorta*) ve tohum yiyici olan kızıl sincap (*Tamiasciurus hudsonicus*) ile kızıl çaprazgaga (*Loxia curvirostra*) arasındaki coğrafi mozaiği araştırmışlardır (Şekil 18.22).

Çamın yetiştiği kuzey Rocky Dağları'nın büyük bölümünde sincaplar çok miktarda kozalak toplayıp saklarlar ve çam tohumlarının birincil tüketicileridir. Benkman vd. çekirdek içi miktarının kozalak kütlesine oranının yüksek olduğu dar kozalakları tercih ettiklerini ve daha az tohum bulunduran geniş kozalakların seçilmesine neden olduklarını buldu. Neredeyse sadece, garip görünüşlü, özelleşmiş gagaları ile çıkardıkları çam ağacı tohumları ile beslenen kızıl çaprazgagalar sincapların bulunmadığı birkaç küçük dağ sırasında sincapların bulunduğu bölgelere göre çok daha fazla sayıda bulunurlar. Çaprazgagalar büyük, geniş ve



Şekil 18.22 Birlikte evrimin bir coğrafi mozaiği. Renklendirilmiş bölge *Pinus contorta*'nın kuzey Rocky Dağlarında dağılımını gösterir. Bu alanın çoğunda (kırmızı), kızıl sincaplar bol bulunur, kozalaklar sol üstte görülen biçimdedir ve kızıl çaprazgagalar (*Loxia curvirostra*) göreli olarak küçük gagalara sahiptir (kuşlar ve kozalaklar orantılı çizilmiştir). Sınırsal dağ sıralarında (mavi), kızıl sincap bulunmaz (ya da yakın zamana kadar bulunmamıştır). Bu bölgelerde kozalakların boyutu ve pul kalınlıkları farklıdır ve çaprazgagaların gagaları daha sağlamdır. (Benkman vd. 2003'e göre.)



Şekil 18.23 Bates öykünmeci korunması. Yenebilir kırmızı noktalı mor kelebek (*Limenitis arthemis*; üstte) tırtılken yediği bitkilerden aldığı kötü tatlı ve zehirli kimyasalları biriktiren kırlangıçkuyruklu kelebeğe (*Battus philenor*; altta) benzer. Kötü tecrübeleri sonucu modeli avlamamayı öğrenen avcılar aynı zamanda öykünenden de kaçınırlar. (*Limenitis* © Michael Gadomski / Photo Researchers, Inc.; *Battus* © S. McKeever / Photo Researchers, Inc.)

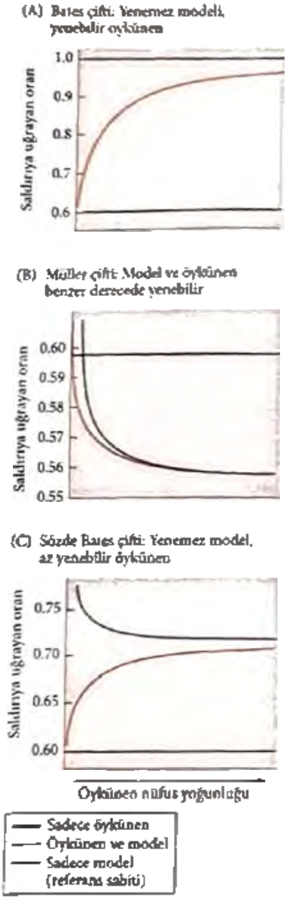
daha kalın pullara sahip kozalaklarla etkili bir şekilde beslenemezler ve bu özellikler tam olarak sadece çaprazgagaların üzerinden beslendiği çam toplumlarında evrimleşmiş uyarlanmalardır. Buna karşılık, bu gibi toplumlar üzerinden beslenen çaprazgagalar, sincapların da bulunduğu birliklerde olduğundan daha uzun ve derin gagalara sahip olacak şekilde evrimleşmişlerdir. Bu gaga özelliklerinin kafeslerdeki çaprazgagaların büyük ve kalın pullu kozalaklarla beslenmelerine yardımcı olduğu deneylerle gösterilmiştir. Çamlar ile çaprazgagalar arasındaki birlikte evrim iki türün kuvvetli etkileşimde bulunduğu bölgelerde net olarak görülür, ancak sincapların baskın tohum yiyici olduğu bölgelerde kozalak özelliklerini sincapların baskısı belirler ve çaprazgagalar bu özelliklere uyarlanır.

ÖYKÜNMECİ KORUNMA HALKALARI. Bir ya da daha fazla türün birbirlerine benzeyerek avcılardan korunduğu, öykünmeci korunma evrimsel kavramların araştırılması için model sistemler sağlar (Mallet ve Joron 1999; Joron ve Mallet 1998; Turner 1977). Geleneksel olarak öykünmeci korunmanın iki biçimi olduğu kabul edilir (bkz. 3. Bölüm). Bates öykünmeci korunmasında, yenebilir bir tür (öykünen) yenmeyen bir türe (model) benzer (Şekil 18.23). Müller öykünmeci korunmasında iki ya da daha fazla yenmeyen tür karşılıklı öykünen (ya da model) olur. İki durumda da avcılar nahoş tecrübeleri sonucu yenmeyen türe benzeyen olası avdan kaçınmayı öğrenirler (Bu öğrenme özellikle kelebekler ve başka böceklerle beslenen kuşlarda yapılan deneylerle gösterilmiştir.). Her zaman olmasa da, genelde öykünen ve model türler avcıları uyaran göze batıcı, parlak desenlere sahiptir.

Öykünmeci korunmadan yarar sağlayan tür gruplarına ÖYKÜNMECİ KORUNMA HALKALARI adı verilir. Birçok örnekte halka hem hiç yenilmeyen hem de az yenilen türler bulundurur, az yenilen türler hiç yenilmeyen türlerin "sözde Bates" öykünenleri olabilir. Birçok örnekte, aynı bölgede birçok öykünmeci korunma halkası bulunur. Her halka birden fazla Müller öyküneninden ve sıklıkla yenebilir Müller öykünenlerinden (ve ya da az yenilen sözde Bates öykünenlerinden) oluşur (Şekil



Şekil 18.24 Bir öykünmeci korunma halkası. *Heliconius melpomene* ve *H. erato* doğu Peru'da ki Mayo nehrinde ve Huallaga nehrinin üst kısımlarında, çizgili desenli bir öykünmeci korunma halkasına katıldıkları Huallaga nehrinin alt kısmındakine göre çok farklı renklerde bir desene sahiptir. Çizgili desene sahip öykünmeci korunma halkasında bulunan yenemez türler arasında, dört farklı *Heliconius* türü, üç farklı kelebek cinsi (ortadaki sütunda en üstteki üç tür) ve bir güve bulunur (orta sütun en altta). (J. Mallet'in izniyle.)



Şekil 18.25 Model ve öykünen tür çiftlerine avcı saldırısı olasılıklarının bilgisayar benzetimi. Her grafikte yenemez modelin tek başına bulunduğunda saldırıya uğrama olasılığının sabit olduğu var sayılmış ve saldırı olasılıkları bu sabite göre hesaplanmıştır. (A) Yenemez model bulunmadığında öykünen yüksek oranda avlanır. Öykünenin nüfus yoğunluğu modele göre düşük olduğunda oldukça az avlanır ve modele göre nüfus yoğunluğu arttıkça avlanma olasılığı da artar. (B) "Öykünen"in "model"den sadece biraz daha yenilebilir olduğu bir Müller öykünen çifti. Öykünenin nüfus yoğunluğu arttıkça avcıların kaçınma davranışı destekleneceği için, hem modelin hem öykünenin saldırıya uğrama olasılığı düşer. (C) Az yenebilen bir sözde Bates öykünenı tek başına bulunduğunda, saldırıya uğrama olasılığı nüfus yoğunluğu arttıkça düşer, avcılar bu türden kaçınmayı öğrenir ancak kısa zamanda unutur ve yine saldırırlar çünkü yeterince kuvvetli bir itici tecrübe yaşamamışlardır. Öykünenin nüfus yoğunluğunda artış modelin daha fazla avlanmasına neden olur çünkü avcılar yeterince engellenmez. Bu nedenle uyarıcı desen etkinliğini yitirir. (Mallet ve Joron 1999'dan.)

18.24). Bates öykünenleri bazen çok çeşitli olabilir ve her çeşit başka bir yenemez modele benzer, bu durum kırlangıçkuyruklu kelebeklerde sıkça görülür (örn. Afrika kırlangıçkuyruklu kelebeği *Papilio dardanus*, bkz. Şekil 9.2A). Müller öykünenleri neredeyse hiçbir zaman toplum içinde çok biçimlilik göstermez, ancak aynı türün farklı coğrafi ırkları farklı uyarı desenlerine sahip olabilir ve farklı öykünmeci korunma halkalarına ait olabilir (örn. *Heliconius erato* ve *H.melpomene* türlerinin coğrafi ırkları; bkz. Şekil 12.19 ve Şekil 18.24)

Öykünen fenotipin seçilimi hem, yenemez modelin yoğunluğuna göre, öykünenin nüfus yoğunluğuna hem de modelin ne kadar lezzetsiz olduğuna bağlıdır. Bir avcı eğer yakın zamanda öykünmeci korunmayı destekleyici bir deneyim (örn. benzer desene sahip yenemez bir kelebeği yutup sonra kusmak) sahibi olduysa o zaman öykünen bir kelebeği yeme olasılığı daha düşük olacaktır. Diğer taraftan eğer yakın zamanda aynı fenotipte lezzetli bir kelebek yediyse, o fenotipe sahip bir sonraki kelebeği yemesi daha olasıdır. Bu nedenle Bates öykünenininin modeline göre nüfus yoğunluğu ne kadar düşükse, avcıların öykünülen deseni yenmemezlikle bağdaştırması ve öykünenin yarar sağlaması o kadar olasıdır (Şekil 18.25A). Model türün ne kadar lezzetsiz olduğu da önemli bir etkendir, çünkü lezzetsizlik arttıkça avcının o desenden kaçınma süresi de uzar. *Papilo dardanus* gibi Bates öykünenleri sıklığa dayalı seçilimle evrimleşirler, farklı bir modele öykünen yeni, nadir bir fenotip düşük sıklıkta bulunacağı için ve avcıların bu fenotipte yenebilir kelebekler olduğunu öğrenme fırsatları olmayacağı için yüksek sıklıkta bulunan fenotiplere kıyasla daha yüksek uyum başarısına sahip olacaktır.

Müller öykünenleri avcıların kaçınma davranışını öğrenmelerini birlikte desteklediklerı için, aynı yurtlu yenemez türlerin desenlerinde kuvvetli bir dengeleyici seçilim olması olasıdır (Şekil 18.25B). Ancak *Heliconius melpomene* gibi birçok görünüşte Müller öykünenı aslında az yenebilen sözde Bates öykünenleri olabilir, bu durum uyarı deseninin etkinliğini düşürebilir (Şekil 18.25C). Sözde Bates öykünenleri arasında mutant fenotipler eğer daha yaygın ya da lezzetsiz bir öykünmeci korunma halkasının bireylerine benziyorlarsa seçilimde bir üstünlük sağlayabilirler (Mallet ve Joron 1999). Bu hipotezin öykünme örüntülerindeki coğrafi değişimi açıklaması olasıdır.

Özet

1. Birlikte evrim iki ya da daha fazla türün aralarındaki etkileşim sonucunda geçirdikleri evrimsel değişikliktir. Türler aynı zamanda karşılıklı değil tek taraflıymış gibi görünen uyarlanmalarda gösterebilir.
2. Filogenetik çalışmalar türler arası ilişkilerin yaşlarını ve birlikte mi çeşitlendiklerini yoksa birbirlerine karşı uyarlanmalar mı kazandıklarını gösterebilir. Bazı endosimbiyontlar ve asalakların filogenileri konaklarınınkilerle uyumludur, ancak başka filogeniler uyumsuzdur ve konak filogenileri arasında geçiş olduğuna işaret ederler.

3. Kuramsal olarak avcı ile av ya da asalak ile konak arasındaki birlikte evrim, sürekli bir silahlanma yarışı, kararlı bir genetik denge, genetik yapıda düzensiz dalgalanmalar ve hatta yok oluşa neden olabilir.
4. Asalaklar (ve hastalık yapıcı mikroorganizma) asalağın zararlılığı ve üreme hızı arasındaki ilişkiye, konaklar arası yatay ya da dikey geçiş olmasına, konakların tek ya da birçok asalak genotipine konak olmasına ve başka etkenlere göre daha zararlı ya da zararsız olmak üzere evrimleşebilir. Asalakların iyi huylu olacak şekilde evrimleşmeleri gerekmez.
5. Karşılıklı ortaklık en iyi karşılıklı yarar sağlama olarak tanımlanır. Seçilim türlerin başka türlere yarar sağlayacak şekilde evrimleşmesini ancak bu uyarlanma türün kendisine yararlı olacaksa sağlar. Bu nedenle, dikey geçiş gibi, asalaklarda düşük zararlılığı sağlayan etkenler aynı zamanda karşılıklı ortaklığın evrimini de destekleyebilir. Karşılıklı ortaklıklar kararlı olmayabilirler, çünkü hile yapmak üstünlük sağlayabilir. Diğer taraftan ortağına yarar sağlamanın birey için yararlı olduğu durumlarda karşılıklı ortaklık kararlı olacaktır.
6. Türler arası çekişmenin evrimsel sonuçları kaynak kullanımının farklılaşması ve bazen morfolojik değişim olabilir (özellik kaydırımı). Bu tepkiler uyarlanarak farklılaşmayı desteklemiştir. Bazı durumlarda uyarlanarak farklılaşma, çekişme sonucunda, tekrarlanarak koşut bir biçimde gerçekleşmiştir.
7. İki tür arasındaki birlikte evrim üçüncü bir tür tarafından etkilenebilir. Bu gibi etkileşimler birlikte evrim seçiliminin kuvveti ve yönünü değiştirmek gibi sonuçlar doğurabilir.

Terim ve Kavramlar

birlikte evrim
coğrafi mozaik
dikey geçiş
ekolojik salınma
genle gen etkileşimleri
grup birlikte evrimi
kaçış-yayılım birlikte evrimi
karşılıklı ortaklık
ortak yaşama ilişkin (symbiotic)
özellik kaydırımı
türe özgü birlikte evrim
yayılan birlikte evrim
zararlılık

İleri Okuma Önerileri

J. N. Thompson'un bitkiler ile otobur böcekler ve tozlaştırıcıların ilişkileri üzerinde yoğunlaşarak birçok etkileşimin evrimini ve ekolojisini açıkladığı kitabı *The coevolutionary process* (University of Chicago Press, Chicago, 1994). Bu kitaptaki konulardan birisini daha detaylı ele aldığı *The geographic mosaic of coevolution* (University of Chicago Press, 2004)

C. M. Herrera ve O. Pellmyr'in (Blackwell Sicence, Oxford, 2002) editörlük yaptığı *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*'ta önde gelen bilim adamlarının hayvan bitki etkileşimleri üzerine yazdığı çalışmalar bulunur. S. A. Frank'ın (1996, Quarterly Review of Biology 71: 37-78) yazdığı "Models of parasite virulence" bu konuya giriş için harika bir makaledir. D. Schluter'in (Oxford University Press, Oxford, 2000) *The ecology of adaptive radiation* isimli makalesi ekolojik etkileşimlerin evrimini ve farklılaşma üzerindeki etkilerini detaylı olarak açıklar.

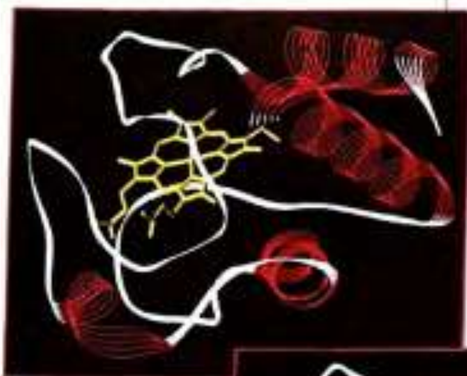
Problemler ve Tartışma Konuları

1. Özelleşmiş bir asalak ile başka türler tarafından kullanılan bir konakla, başka türlerin kullanmadığı bir konağın birlikte evrimleri arasında nasıl farklar vardır?
2. Av avcı ve asalak konak filogenilerinde yapılan filogenetik çalışmalar birlikte evrimin bir silahlanma yarışına neden olup olmadığını nasıl gösterir?
3. Bir ağaç türünün bir kuşağının süresi otobur böceklerin ya da asalak mantarlarınkinden 50 ila 100 kat uzun olabilir, bu nedenle olası evrim hızı daha yavaştır. Ağaçlar ya da kuşak süresi büyük başka canlılar neden doğal düşmanlarının muhtemel hızlı evrimi sonucunda yok olmamıştır?
4. Yüksek zararlılığın dikey ve yatay geçiş yapan asalaklarda yararlı olup olmadığını kontrol edecek birer deney tasarlayın.
5. Bazı yazarlar (örn. Bernays ve Graham 1988) avcı baskısının otobur böceklerde özelleşmeyi desteklediğini öne sürmüşlerdir. Bu nasıl olabilir? Avcı baskısı sonucunda farklılaşan türler arasındaki ekolojik yaşam alanı farklarının örüntüsü ile kaynaklar için çekişme sonucu evrimleşecek örüntüyü karşılaştırın.

6. *Angraecum sesquipedale* orkidesinin çok derin nektar haznesini ve tozlaştırıcısının uzun hortumunu açıklayan bir hipotez öne sürün. Bu hipotezi nasıl sınarsınız?
7. Basit ekolojik modellerde, kaynakla kısıtlı iki tür aynı kaynağı kullanıyorlarsa kararlı olarak birlikte var olamaz. Bu nedenle birlikte bulunan türlerin, eğer birbirlerine çok benziyorlarsa çekişme sonucu yok olacaklarından, kaynak kullanımında farklı olması beklenir. Sonuçta, birlikte bulunan türler ya tamamen ekolojik ayrılma sonucu ya da çekişme nedeniyle oluşan evrimsel farklılaşma sonucu değişik özellikler kazanır. Gözlenen örüntünün hangi şekilde ortaya çıktığını nasıl anlayabiliriz (örnek için bkz. Losos 1992)?

19

Genlerin ve Genomların Evrimi





Sitokrom c proteininin yapısı. Evrimsel açıdan eski bir enzim olan sitokrom c, aynı zamanda hücresel solunum zincirinin de temel bir bileşeni olup, tüm ökaryotik türlerde bulunur. Enzimin gen dizisi çoğu türde belirlenmiştir ve bilgisayar grafikleri, bu dizilere dayanılarak hazırlanan protein yapısını görsel hale getirmemize olanak verir. α-sarmallar (kırmızı) ve merkezi bir hem gurubu içeren (sarı) bu yapı, ton balığı (üstte) ve pirinç (altta) kadar birbirinden farklı türlerde dahi çok benzerdir.

Milattan önce dördüncü yüzyılda yaşamış olan Aristo'dan, ondokuzuncu yüzyıldaki Darwin, Huxley ve Owen'a kadar, yaşamın çeşitliliği ve geçmişinin araştırılması, morfolojiye ve bir dereceye kadar da davranış üzerine odaklanmıştı. Farklı türlerin genlerini ve moleküllerini karşılaştırarak, hem türler arasındaki evrimsel ilişkileri hem de gen alış-verişi ve genetik sürüklenme gibi toplum süreçlerini daha iyi anlamak, ancak yirminci yüzyılın ikinci yarısında mümkün oldu. Moleküler biyolojinin evrim biyolojisi üzerindeki etkisi o kadar büyük olmuştur ki, evrim biyolojisinin bu boyutta daha ileri yöntemsel ve kavramsal dönüşümler geçirebileceği hayal edilemezdi. Aynı şekilde, genombilimin yöntemleri de (somutlaşmış moleküler biyoloji olarak tanımlanabilen biyoteknolojiler bütünü) tam olarak böyle bir etki yaratmaktadır. Protein elektroforezi ve DNA dizi belirlemesi, yirminci yüzyılda evrim biyolojisi için ne ise, genombilim de, yirmibirinci yüzyıldaki evrim biyolojisi için aynı anlamı taşır; aynı şekilde, bulacağı yanıtlar kadar sorular da üretecekti.

Günümüzde, bir canlının tüm genlerinin nükleotit dizisini tam olarak belirlemek sıradan hale gelmiştir (A kutusu). Bu bölüm yazılırken, genomu tamamen dizilenmiş mikrobiyal tür sayısı 200'ün çok üzerindeydi ve beş omurgalının (insan, fare, köpek, tavuk ve balon balığı) genomu, genomun teknik olarak en güç bölgeleri dışında tamamen bilinmekteydi. Tüm bir genomun özelliklerini ortaya koyabildiğimiz günümüzde, biyologlar eş zamanlı olarak yüzlerce genin toplum genetiğini ayrıntılı olarak araştırabilmektedir. Bir kromozom üzerindeki farklı genleri tamamen kataloglayabilmekteyiz ve bu genler arasındaki etkileşimleri ve bu etkileşimlerin, evrimsel yazgılara etki etme yollarını araştıracak temele sahibiz. Ayrıca, gen ve canlı evrimi arasındaki sayısız bağlantıyı, en ilginç ayrıntılarına kadar araştırabilmekteyiz. Örneğin; immünoglobulin üst ailesi ya da beyin fonksiyonunda görev alan kalsiyum bağımlı iyon kanalları gibi gen aileleri, yaşamın geçmişinde meydana gelmiş büyük canlı uyarlanmaların birçoğu için moleküler dayanak sağlamaktadır.

Karşılaştırmalı genombilim (bütün genomları karşılaştırmalı araştırma) yaklaşık on yıl önce basit genomlar için başlatıldı; karmaşık ökaryotlarla ilgili bilgi ise sadece son beş yılda elde edildi. Karşılaştırmalı genombilim'in sınırı, yakın zamanda, fare ve *Drosophila* gibi model türlerin ya da sıtma asalağı *Plasmodium falciparum* ve onun konağı olan sivrisinek *Anopheles gambiae* gibi acil sağlık sorunlarıyla ilgili türlerin de ötesine geçip, gerçek evrimsel öneme sahip diğer canlılara ulaşacaktır. Karşılaştırmalı genombilim bize Yaşam Ağacı'nı daha ayrıntılı bir biçimde yeniden düzenleme olanağını verecektir; ayrıca, genlerin tür içinde evrime uğraması ve nadir olarak ta türler arasında taşınması nedeniyle, genlerin yollarını izleme imkanı da verecektir.

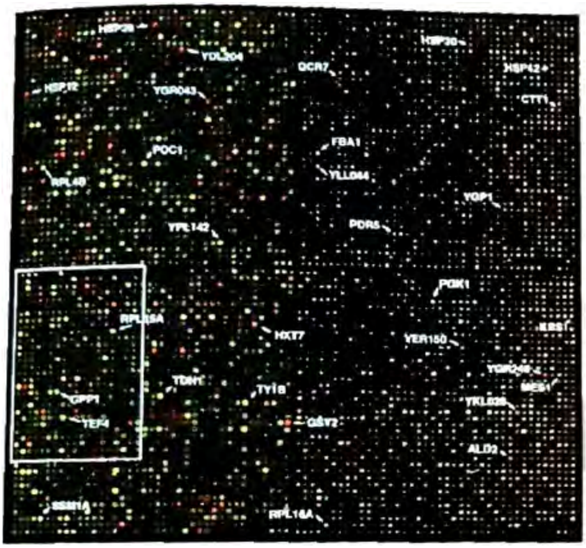
KUTU 19A Bir genom nasıl dizilenir?

İlk kez 1980'lerin ortalarında düşünüldüğünde, insan genomu büyüklüğünde bir genomun tümden dizilenmesi olası ve gerçekçi görünmüyordu. Günümüzde, her yıl en azından bir yeni omurgalı genomunun, her hafta yaklaşık 2 milyon baz çiftlik yeni bir mikrobiyal genomun dizisi belirlenmektedir! Hangi gelişmeler bu şaşırtıcı başarıları olanaklı kılmıştır?

DNA dizi belirlemesindeki hemen hemen her adımın otomasyonu önemli bir ilerlemeydi. Bugün robotlar, DNA yalıtımı, polimeraz zincir tepkimesi (PCR) ile çoğaltım ve dizi belirlemesinin yapılması gibi birçok sıradan görevleri yerine getirir. Tek bir robot, bir teknisyenin bir gün ya da daha fazla sürede yapacağını bir saatte yapabilir. Genom dizisinin belirlenmesinde kullanılan tekniklerin birçoğunun onlarca yıldır DNA dizilerini elde etmek için kullanılanlarla aynı olması dikkat çekicidir. Örneğin; 1977'de keşfedilen dideoksi zincir sonlanması dizi belirleme yöntemi, bu işlem sırasında oluşan DNA parçalarının radyoizotoplar yerine, otomatik dizileme makinelerinde lazerler tarafından okunan renkli floresan boyalarla görünür hale getirilmesi dışında değişmemiştir.

Bir genomun dizisinin belirlenmesi için hazırlanması genellikle dört aşamayı gerektirir: (1) DNA özütlenmesi; (2) kromozom büyüklüğündeki DNA parçalarının 2 kb ila 200 kb uzunluğunda, işlenebilir parçalar halinde kesilmesi; (3) bu parçaları bir bakteri yardımı ile çoğalabilen vektörlere klonlama ve (4) klonların her iki uçlarının dizisinin belirlenmesi. Bu klonlar eğer çok büyükse BAC'ler olarak adlandırılır ve "kör atış yöntemi" ile dizileri belirlenir: ilk olarak büyük klonlar daha küçük parçalara kesilir, sonra orijinal büyük parçayı rastgele kapsayana kadar rastgele klonların dizisi belirlenir. Bu yoğun laboratuar aşamalarının hepsini, ham verilerin, daha uzun dizileri oluşturmak üzere bir diğeriyle çakışan daha küçük dizilerin büyük gruplarından ibaret, büyük kontigler içine toplandığı çok önemli bir bilgisayar işlem basamağı izler.

Tüm insan genomunun dizisini belirlemenin en verimli yolları üzerine yoğun tartışmalar yaşanmaktaydı. Kamusal olarak finanse edilen İnsan Genom Projesindeki araştırıcılar, DNA dizi belirlemesinden önce her bir DNA parçasının kromozomlardaki konumlarını titizlikle belirlemenin gerekli olduğuna inanıyorlardı. Özel bir biyoteknoloji şirketi olan Celera Genomics'ten Craig Ventner başkanlığındaki araştırıcılar bu çok çaba isteyen haritalama sürecinin atlanabileceğini ve tüm bir genomun kör atış yöntemiyle dizisini belirleyerek, dizi sürekliliğinin basit bir şekilde sağlanabileceğini iddia ettiler. Onların önerisine göre, o kadar çok klonun dizisi belirlenmelidir ki, sonunda bu diziler birbiriyle çakışıp, tüm genomu kapsayabilsin. Her iki grup da kısmen haklı olduğunu kanıtlamıştır. Artık haritalama aşamasını ve hatta BAC klonlama aşamasının kısımlarını atlamak ve kör atış yöntemini büyük omurgalı genomlarına bile uygulamak sıradan hale geldi. Buna karşın, özellikle genom birçok yinelenen dizi içeriyorsa, genomu ilk aşamada BAC'lere klonlayarak ve birbirine göre konumlarını haritalandırarak, ortaya çıkan genom dizisinin doğruluğu büyük ölçüde artırılır.



Şekil 19.1 Bir mikrodizilim deneyi. Mikrodizilimler farklı doku tipleri, gelişim evreleri ve türler arasındaki farklılaşmış gen anlatımını (örneğin yazılım düzeyindeki farklılıklar) incelemek için kullanılır. Bu görüntüde, binlerce maya geninin mRNA düzeylerinden ölçülen anlatım farklılıkları bu mikroskop lamında, fermantasyon (oksijensiz) ve solunum (oksijenli) gibi iki fizyolojik durumun karşılaştırıldığı, noktalar şeklinde belirtilmiştir. Her bir noktanın rengi, iki fizyolojik durum için özel olan bir genin anlatımındaki değişiklikleri gösterir. Aerobik üremeye geçiş sırasında anlatımı artan genler kırmızı, aerobik üremeye geçiş sırasında anlatımı baskılanmış genler ise yeşil renktedir. Anlatım düzeyleri değişmeyen genler ise sarıdır. Mikrodizilimler, evrim biyolojisini çok çeşitli yollarla dönüştüren yeni genombilim teknolojilerinin bir örneğidir. (DeRisi vd. 1997'den alınmıştır,© AAAS.)

Uzun zamandan beri, genlerin anlatımının zamanlaması, düzeyi ve yerindeki farklılıkların (**ayrımlı gen anlatımı**; 20A kutusuna bkz.), özellikle şempanze ve insan gibi yakın ilişkili türler arasındaki morfolojik farklılıklara, protein şifreleyen genlerdeki nokta baz değişimlerinin yaptığından daha fazla katkıda bulunduğu düşünülmektedir. Bu varsayım Mary-Claire King ve Allan Wilson (King ve Wilson 1975) ile diğerlerinin bulgularından ortaya çıkmıştır. Bu bulgular, bütün morfolojik ve davranış farklılıklarına rağmen, insan ve şempanze proteinlerinin, kendilerini şifreleyen genlerin nükleotit dizilerine göre, en fazla yüzde 1 farklı olduğunu gösterir; bu rakam, ilk tüm kromozom karşılaştırmalarında saptanmış, türler arası yüzde 1.44'lük nükleotit farkı (Watanabe vd. 2004) ile uyumlu bir rakamdır. Farklı fizyolojik ya da davranış durumlarındaki bir canlıya ait binlerce genin anlatım durumunun izlenebildiği mikrodizilim (Şekil 19.1) gibi teknolojiler bize, gen anlatımının evrimini araştırma olanağı verir. Tür farklılıklarını, tek tek gen temelinde güçlükle araştırmaktan çok, türler arasındaki morfolojik farklılıkları artık, genomlardaki gen anlatım durumuyla ilişkilendirebiliyoruz.

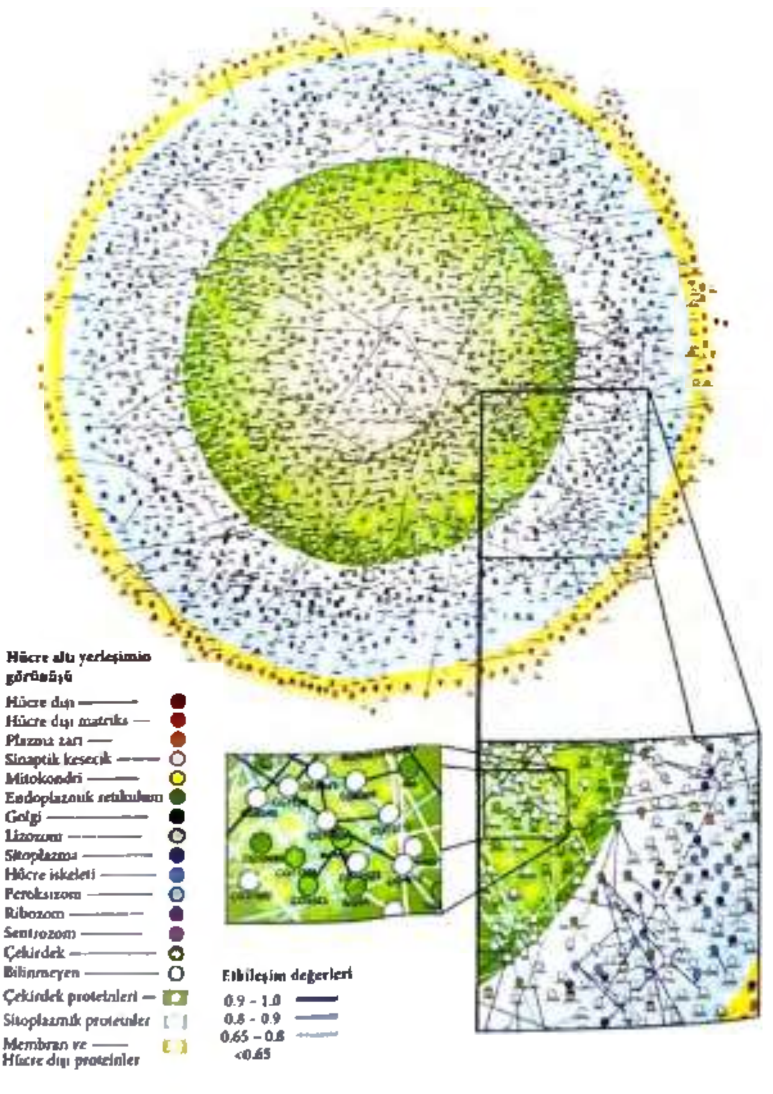
Bu bölüm, yeni teknolojilerin daha eski evrimsel ilkelerle bir araya getirildiği bir alan olan genlerin ve genomların evrimini incelemektedir. Hızla değişen teknolojilerin ortaya çıkışı ve yeni moleküler süreçlerin keşfine rağmen, modern sentezden beri, genlerin toplumda evrim geçirme ve türlerin zamanla birbirinden ayrılma ilkeleri geliştirilmeye devam etmektedir. Örneğin; RNA düzeltilmesi, çoğu kez, bir gendeki hatalı durdurucu şifre sözcüklerini (stop kodonu) diğer kusurları giderecek şekilde, genin mRNA dizisinin yazılımını değiştirilebildiği, yeni keşfedilmiş bir süreçtir. Artık horizontal gen aktarımının mikrobiyal türler arasında daha önce düşünüldüğünden çok daha sık bir şekilde meydana geldiğini biliyoruz. Bu keşifler—kromozom evrimi ve genom yapısı ile ilgili çok sayıda yeni anlayışı, bu kitapta daha önce sözü edilen evrim ilkelerine ekleyebilsek de—bir bütün olarak genomun, on yıllardır araştırılan mutasyon, sürüklenme ve uyumsal evrim ilkelerine bağlı olduğu gerçeğini değiştirmez.

Genlerin ve Proteinlerin Evrimi

Bölüm 10'da Motoo Kimura'nın nötral moleküler evrim kuramını tanıttık: Uyumsal evrimin işaretlerini göstermedikçe, genellikle DNA dizileri ve gen evriminin nötral olarak evrildiği düşünülür.

Uyumsal evrim ve yansızlık

Yansız alel kuramı, genler ve kromozomlardaki evrimsel değişimlerin büyük çoğunluğunun, seçilim yoluyla sabitlenen uyumsal mutasyonlardan çok, mutasyonu izleyen rastlantısal sürüklenme yoluyla oluştuğunu söyler. Gerçi uyumsal mutasyonlar da meydana gelir, fakat bunlar nadirdir. Kuşkusuz, uyumsal moleküler evrimle ilgili giderek artan sayıda kanıt bulunmaktadır; örneğin; son bir çalışma *Drosophila simulans* ve *D. yakuba*'da yüzde 45 kadar büyük bir orana sahip amino asit değişikliliğinin doğal seçilim ile sabitlenmiş olduğunu göstermiştir (Smith ve Eyre-Walker 2002). Nötral kuram hala, herhangi bir DNA dizi evrimi analizinde başlangıç noktasıdır.



Şekil 19.2 Bir *Drosophila* protein etkileşim ağı. Bu ağ 7048 protein arasındaki toplam 20405 etkileşimi ifade eder. Şekildeki her nokta bir *Drosophila* proteinini, her çizgi ise bir etkileşimi temsil eder. Sarı halka içindeki proteinler hücre zarında ve dışında; mavi küre içindeki proteinler sitoplazmada; merkezi yeşil bölgedekiler ise çekirdekte işlev görürler. Ağın istatistiksel çözümlemesi, iki protein etkileşim düzeyini akla getirmektedir: çok proteinli komplekslerdeki dar kapsamlı bir etkileşim düzeyi ve tahminen protein kompleksleri arasındaki etkileşimlere karşılık gelen, daha büyük ölçekli bir etkileşim düzeyi. (Giot vd. 2003'ten alınmıştır© AAAS.)

Nötral kuram tür içindeki genetik çeşitliliğin geçici bir durum olduğunu, mutasyonla ortaya çıkan yeni bir alelin ya sabitleneceğini ya da sürüklenme ile kaybolacağını göz önünde tutar. Ayrıca, DNA dizileri ve proteinlerdeki çoğu değişikliğin, mutasyonlarla oluşsa bile, canlının uyumluluğunu ciddi şekilde etkilemeyecek bölgelerde—şifrelesin ya da şifrelemesin—meydana geleceğini öngörür. Klasik bir örnek, kan pıhtılaşması sırasında işlenmemiş fibrinojen proteininden kesilip ayrılan ve fibrinopeptitler olarak adlandırılan kısa peptitlerle ilgilidir. Fibrinojenin kesilmesi, kan pıhtılaşması için önemli olan, ipliksi fibrin proteinini ve atılan kısa fibrinopeptitleri oluşturur. Fibrinopeptitlerin belli bir işlevi yoktur, dolayısıyla amino asit değişikliğine neden olan mutasyonlar önemsizdir; fibrinopeptitler, milyon yıl başına amino asit değişikliği sayısı (Bölüm 2 ve 10'da özetlenen metot ile hesaplanan) ile ölçülen, oldukça yüksek evrim hızı gösterirler. Bunun aksine, kesilme işlemiyle oluşmuş fibrin çok daha yavaş bir hızla evrimleşir, çünkü fibrinin çok daha fazla mutasyon geçirmesi işlevini etkileyebileceği gibi, onun için zararlı da olabilir.

Bir genin ya da bir gen içindeki bir bölgenin evrim hızı, k,

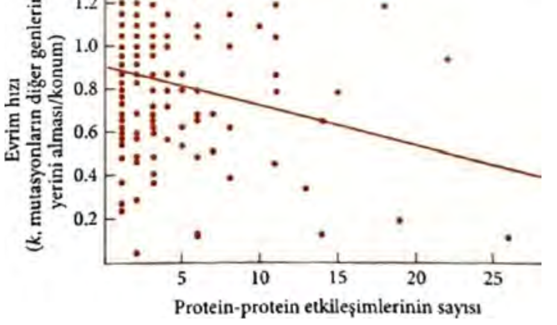
$$k = f_0 v$$

ile ifade edilebilir; v mutasyonun toplam hızı, f_0 nötral mutasyonların fraksiyonudur. Bu fraksiyon, fibrinopeptidin (f_0 = 1'dir) amino asit dizisi için, birçok amino asidin belirgin işlevlerinin olduğu hemoglobin ve sitokrom *c* gibi proteinler için olan değerden daha yüksektir. Bu işlevler, diğer proteinlerle olan etkileşimi kapsayabilir; bu etkileşimler, fiziksel açıdan birbirleriyle ilişkisi olduğu bilinen protein çiftlerini bağlayan hatların bulunduğu **protein etkileşim ağları** olarak şemalandırılabilir. Böyle etkileşim ağları maya ve *Drosophila* için oluşturulmuştur (Şekil 19.2).

Fraser vd. (2002) 2245 maya proteini için bir etkileşim ağını bir araya getirdiler. Daha sonra, maya ve bir nematot olan *Caenorhabditis elegans*'ın benzeşik genleri arasındaki amino asit değişim sayısı olan *k*'yi, güvenilir şekilde hesaplayabildikleri 164 proteinlik bir alttakım seçtiler. Yansız alel kuramının öngördüğü gibi, belirli bir proteinin *k* değeri ile onun etkileşime girdiği diğer proteinlerin sayısı arasında anlamlı bir negatif bağıntı buldular (Şekil 19.3). Belirli bir proteinin canlının başarımı üzerindeki etkisi, o proteinin deneysel olarak yok edildiği maya suşlarının çoğalma hızındaki azalmayla ölçülür ve etkileşime girdiği proteinlerin sayısı ile pozitif olarak bağıntılıdır. Bu bağlamda, Fraser vd., aynı etkileşim kümesindeki proteinlerin beklenenden daha benzer hızlarda rasgele evrimleştiklerini gösterdiler; bu durum etkileşen proteinlerin birlikte evrimleştiklerini düşündürmektedir.

Arıtıcı ve olumlu seçilim altında dizi evrimi

Arıtıcı seçilim (Bölüm 12), yeni oluşan olumsuz dizilerin ayıklanmasıdır ve $f_0 < 1$ ve $k < v$ sonuçlarına neden olur. Güçlü arıtıcı seçilim yoluyla, benzer olmayan çoğu mutasyonlar ayıklanır, fakat benzer mutasyonlar birikmeye devam edebilir, çünkü bu yerlerdeki değişiklikler proteinin amino asit dizisini değiştirmezler. Bu yüzden, benzer olmayan değişikliklerin, benzer değişikliklere oranının düşük olması, protein şifreleyen bir gendeki arıtıcı seçilimin bir göstergesidir. Benzer ve benzer olmayan değişikliklerin sayıları tipik olarak her bir kategorideki yerlerin sayısıyla normalize edilir; bu, benzer olmayan yerdeki (d_N) benzer olmayan değişikliklerin, benzer yerdeki (d_S) benzer değişiklik sayısına bölünmesiyle elde edilen ω oranını verir. Arıtıcı seçilim altındaki protein şifreleyen genler, çok düşük ω değerleri ile tanımlanır. Örneğin; histon genleri genomda benzer olmayan değişikliklere karşı en çok korunmuş genler arasında yer alır ve



Şekil 19.3 2245 farklı maya proteini arasındaki 3541 etkileşime dayanan bir ağdaki, protein-protein etkileşimlerinin sayısı ve protein evrim hızı arasındaki ters korelasyon. Bu ilişki, bu tip etkileşimlerin, evrim hızını düşüren işlevsel sınırlamalara yol açtığını ileri sürer. (Fraser vd. 2002'ye göre)

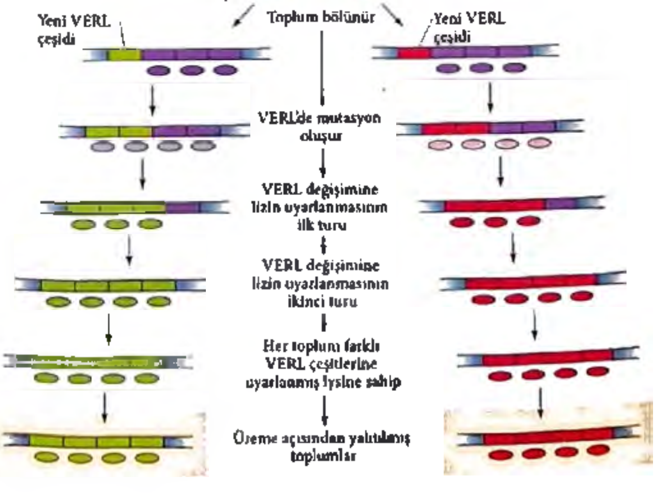
birbirinden çok farklı memeliler karşılaştırıldığında bile, bu genlerin neredeyse benzer olmayan değişiklikleri hiç içermedikleri görülür (bkz. Tablo 10.3).

OLUMLU SEÇİLİM (başarımı artırıcı bir mutasyon değişikliği), benzer olmayan mutasyonların birikimini, mutasyon hızının (nötral mutasyonların sabitlenme hızı) çok çok üstünde hızlandırır. Eğer bir gendeki yararlı değişikliklerin sayısı nötral değişikliklerin sayısını aşarsa, (örneğin; $\omega > 1$ ise) olumlu Darwinci seçilim, gen üzerinde etki yapmış demektir.

Genlerin benzer olmayan değişiklik içeren yerlerinde oluşan hızlı evrim, hastalık direncinde (immünoglobulinler ve sitokinler gibi), asalakların bağışıklık sisteminden kaçışında ve üremede rolü olanlar dahil, çok çeşitli genler için gösterilmiştir (Yang ve Bielawski 2000). Swanson ve Vacquier (2002) deniz omurgasızları, memeliler ve meyve sineklerinde spermin yumurtayı tanımasına aracılık eden proteinler gibi üreme proteinlerinde oluşan hızlı evrime ilişkin örnekler tanımlamışlardır. Örneğin; deniz kulağı'nın yumurta örtüsünde bulunan VERL proteininin çeşitli simpatrik deniz kulağı türleri arasındaki üreme izolasyonunda rol oynadığı düşünülür (Bölüm 15). VERL, hızlı bir şekilde evrimleşmiş, türe özgü olan bir diziye sahiptir. Sperm proteini lysin ve VERL birlikte evrimleştiğinden, döllenme sırasında lysinin VERL ile etkileşmesi diziye özgü bir tarzda gerçekleşir (Şekil 19.4). Yüksek ω değerleri, lysin üzerinde güçlü bir olumlu seçilim meydana gelmiş olduğunu gösterir. Benzer şekilde, erkek *Drosophila*'nın yardımcı bezleri tarafından üretilen ve eşleşme sırasında spermle birlikte dişilere taşınan proteinlerin çoğu, hızlı dizi evrimine uğrar. Bu proteinler erkeğin sperminin yarışabilirliğini artırır, dişi davranışını etkiler ve dişinin ömrünü azaltabilir (Bölüm 14). Yardımcı bez proteinleri ile etkileşime giren dişi proteinleri, belki de bu karşıt etkilerle savaşmak için hızlı bir şekilde evrim geçirmiştir (Swanson ve Vacquier 2002).

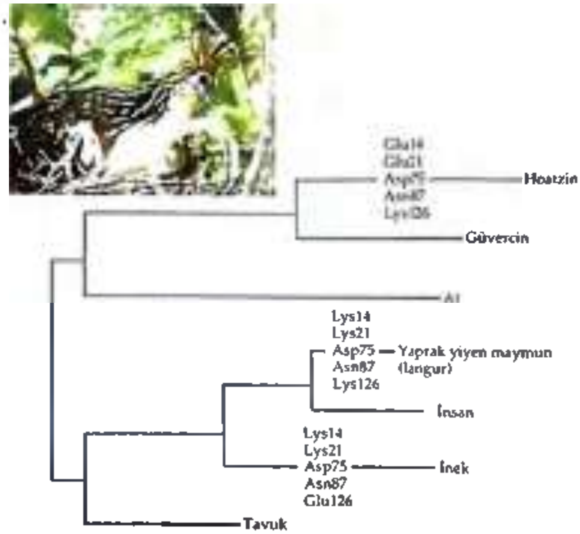
Primatlarda uyumsal moleküler evrim

Moleküler evrim süreçleri primatlarda diğer memeli soylarına göre daha iyi anlaşılmıştır. Uyumsal ve yakınlaştırıcı evrimin moleküler düzeydeki ilk güzel örneği, bakteri hücre duvarını yıkan lizozim enzimiydi. Hem yaprak yiyen maymunlar (langur gibi) hem de geviş getiren hayvanlarda (inek, geyik, koyun ve zürafa gibi), yedikleri bitkilerdeki selülozu parçalayan bakterilerin yer aldığı değişik bir ön mide (işkembe) evrimleşmiştir. İşkembedeki lizozim hayvanın, ana protein kaynağı olan bakteriyel hücre içeriğini sindirmesine olanak verir. Caro-Beth Stewart, Allan Wilson vd. (Stewart vd. 1987), inekler gibi langur maymunlarının da ön midelerinde



Şekil 19.4 Birlikte evrimleşen VERL proteinleri ve lysindeki türe özel farklılıkların evrimi. Başlangıçta sperm akrozomunda yer alan lysin, salınır ve daha sonra yumurtanın vitellin örtüsündeki VERL proteinine bağlanır. Lysinin VERL'e bağlanması türe özgü bir tarzda meydana gelir. Bu bağlanma ayrı türe ait VERL evrimleştiğinde, lysin'de de aynı yönde dizi değişikliklerini zorunlu kılar. Gen dönüşümüyle ilişkili ve uyumlu evrim olarak bilinen bir süreç sonunda, birkaç VERL tekrarı, aynı ama yeni bir diziyi kazanır. Kendi VERL dizileri ile eşleşene kadar, lysin moleküllerinin VERL tekrarlarına uyarlanması sürer. Şayet yeterince bir ayrım oluşmuşsa, bir toplumun lysini, diğer toplumun VERL'ine uygun bir şekilde bağlanmayacaktır. Böylece, üreme yalıtımı ve bunu izleyen türleşme meydana gelecektir.

yüksek düzeylerde lizozim sentezlendiğini buldular. Daha dikkat çekeni, ineklerin lizoziminde bulunan beş amino asit değişikliğinin, langur'un proteininde de (diğer primatlarla karşılaştırıldığında) yer aldığını saptadılar. Sonuç olarak, langur lizozimi özel amino asit konumları bakımından diğer primatlarınkinden çok, ineklerin lizozimine benzemektedir (Şekil 19.5). Messier ve Stewart (1997) bu bulgudan sonra, primat lizozim geninin DNA dizi evrimini araştırmışlar ve bu genin atasal soyda, vejeteryan maymunların ortaya çıkışına yol açan, hızlı bir benzer olmayan değişikliğe uğradığını bulmuşlardır. Bu durum yaprak yiyen maymunların beslenmelerinde meyveden yaprağa doğru evrimsel bir değişikliğe yol açmıştır. Bu enzimin geçirdiği yakınlaştırıcı evrime ilaveten Kornegey vd. (1994), yaprak yiyen ve yüksek miktarlarda selüloz sindiren bakterilere sahip bir kuş olan Hoatzin'in lizoziminde de benzer amino asit değişiklikleri buldular.



Şekil 19.5 Lizozim için hazırlanmış bu gen ağacı, primat, geviş getiren ve kuş lizozomlarındaki moleküler yakınlaşmayla ilgili filogenetik kanıt sağlar. Dal uzunlukları ile o dallardaki amino asit değişikliklerinin toplam sayısı birbiriyle orantılıdır. İnek, yaprak yiyen maymun ve hoatzin (*Opisthocomus hoazin*; Güney Amerika'nın Amazon bölgesinden, bu özelliğe sahip olduğu bilinen tek kuştur) gibi ön-midelerinde bakterileri parçalayan üç türdeki lizozimlerin oluşumuna yol açan, yakınlaştırıcı amino asit değişiklikleri, enzimin 14, 21, 75, 87 ve 126 numaralı pozisyonlarında meydana gelir. Örneğin, 75. pozisyondaki amino asit, ön midelerinde fermantasyon yapan bu üç canlı soyunda, birbirinden bağımsız olarak aspartik aside değişti. Yakınlaştırıcı amino asit değişiklikleri muhtemelen enzimdeki uyumsal biyokimyasal değişimleri (Tablo 8.1'e bak) temsil eder. (Kornegay vd. 1994'e göre; fotoraf © photolibrary.com)

Sadece insanların oluştuğu filogenetik dalda uyumsal evrim gösteren genler, insanları diğer primatlardan ayıran konuşma gibi bazı özelliklerden sorumlu olabilirler. Şempanze soyundan ayrıldıktan sonra insan soyunda uyumsal değişim belirtisi gösteren en az iki gen bulunmuştur. Yüksek oranda konuşma ve dil bilgisi anormalliğine sahip ailelerde, çatalbaşı kutusu 2 (FOXP2) olarak bilinen bir gende mutasyonlar bulundu. Jianzhi Zhang (Zhang vd. 2002) ve Svante Pääbo (Enard vd. 2002) önderliğindeki iki araştırıcı grubu bu genin dizi evrimini araştırdılar ve fareler ile insan ve şempanze atalarının ayrıldığı 130 milyon yıllık sürede sadece bir amino asit değişikliği meydana gelmişken; insan soyunda, iki değişikliğin, şempanzelerden ayrılmalarından sonraki 4-6 milyon yıl gibi kısa bir sürede meydana gelmiş olduğunu buldular. Bu sonuç, amino asit değişikliği hızında dikkate değer bir artışı göstermektedir. Zhang'ın grubu bu genin, en son yaklaşık 100 milyon yıl önce ortak bir atayı paylaşmış olan diğer 28 memeli ordosunda neredeyse değişmemiş olduğunu gösterdi.

Diğer bir gen olan sarkomerik miyozin ağır zincirinin (*MYH*) şempanzelerin çiğneme kaslarındaki anlatım düzeyi yüksektir ve bu gen, şempanze ve insanlardan farklı diğer homininlerin çiğneme kaslarının çok büyük olmasından sorumludur. İnsanlarda *MYH*, insanlar şempanzelerden ayrıldıktan sonraki yaklaşık 2.4 milyon yıl önce oluşmuş bir çerçeve kayması mutasyonu ile etkinliğini yitirmiştir (Stedman vd. 2004). Bu kasların insanlarda küçülmesinden, *MYH* işlev kaybının sorumlu olduğu düşünülmektedir. Bu örnekte, işlev kaybı sonrası gen üzerindeki seçilim baskılarının azaldığı durumlarda beklendiği gibi, 0.1'den az olan ω değeri yaklaşık 1'e yükselmiştir.

Koku algısı birçok memeli davranışında önemli bir rol oynar, fakat primatlar, özellikle insanlar, diğer memelilerdekinden çok daha az duyarlı bir koku duyusuna sahiptir. Koku alıcı (OR) genleri, Darwin'in Türlerin Kökeni'nde bahsettiği gibi, canlılarda "az kullanılan yapıların" yozlaşma ve yıkım eğilimiyle ilgili moleküler bir örnektir. Fare genomunda yaklaşık 1200 işlevsel OR geni vardır, fakat insanlarda sadece 550 kadar bulunur. Anlaşılan OR gen işlevselliğini devam ettirecek seçici baskılar insanlarda azalır ve dolayısıyla işlev azaltan ve sözdegen oluşumuna neden olan mutasyonlar önceki genlerin yerini almıştır (Gilad vd. 2003). Zhang ve Webb (2003) primatlardaki vomeronazal organda normal olarak anlatım gösteren beş gende aynı eğilimi buldular. Memeliler bu organı, sosyal etkileşimlerde yaygın olarak iş gören feromonları algılamakta kullanırlar. Bu genlerin iki farklı ailesi Eski Dünya primatlarının çeşitli soylarında (goril gibi catarrhine maymunları) korunmuştur ve işlevseldir. Fakat homininlerde bu iki gen ailesi, yaklaşık 23 milyon yıl önce ata catarrhinelerden ayrılmalarından bu yana, çok sayıda durdurucu şifre sözcüğü biriktirerek, büyük oranda yozlaşmıştır.

Tüm genomda uyumsal evrim

Çok daha fazla sayıda canlı genomunun dizisi belirlendikçe, tek tek genlerin ya da gen ailelerinin evrimsel dinamiklerinin tanımlanmasında daha ileri gidilmesi ve tüm genom içindeki seçilim kayıtlarının ve evrimsel hızların dağılımının incelenmesi olanaklı hale gelecektir. Örneğin; günümüzde insan toplum genetiği çalışmaları, çeşitli yeni moleküler yaklaşımları (örneğin; Stephens vd. 2001) kullanan, yüzlerce gendeki polimorfizm araştırmalarını kapsar. Andrew Clark vd. (Clark vd. 2003) fare genlerini dış grup olarak kullanıp, insan ve şempanzelere ait 7645 genin şifreleyici bölgelerinin ω değerlerini (d_N / d_S oranı) hesapladı. Bu araştırma, onlara insanda ve şempanze soyunda hangi baz değişmelerinin meydana geldiğini saptama olanağı sağladı. Aynı araştırmacılar, $\omega > 1$ değerine sahip özel şifre sözcükleri tanımlanmasına izin veren bir istatistik metodu kullanarak, insan soyundaki 873 gende uyumsal evrimin kanıtını buldular. Buna göre, koku alıcılarını ve amino asit katabolizmasının enzimlerini kodlayan genler gibi belirli işlevsel gen grupları, uyumsal evrim göstermeye özellikle yatkındılar. Yazarlar bu değişikliklerin, insan soyundaki davranış ve beslenme alışkanlıklarındaki değişimleri yansıttığını ileri sürdüler. Uyumsal olarak evrimleşen çeşitli insan genleri, gelişimin erken döneminde, hamilelikte ve işitmede anahtar rol oynarlar. Bu genlerin çoğunun mutasyon geçirdiğinde genetik hastalıklara sebep olduğunun bilinmesi özellikle dikkat çekicidir.

Genom Çeşitliliği ve Evrimi

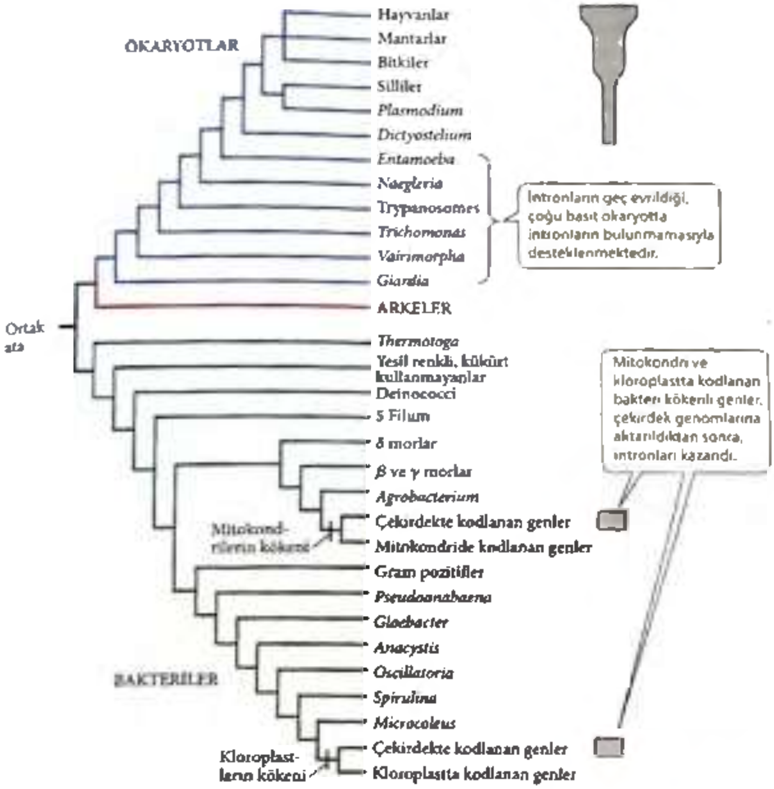
Genom yapısının çeşitliliği

Yaşam ağacının ana dallarındaki genomların yapıları geniş ölçüde farklılık gösterir. Viral ve bakteriyel genomlar, genom eşlenme hızını en üst düzeye çıkarma ve gereksiz genleri en düşük düzeye indirme yeteneğinde olan modellerdir. Özellikle memeliler, çift yaşamlılar ve bazı bitkilere ait ökaryotik genomlar; büyük miktarda olup işlevleri bilinmeyen, şifreleme yapmayan ve yinelenmiş DNA dizisi bölgelerini barındıran, büyük ve hantal yapılardır. Bu şifrelemeyen DNA'nın çoğunun "çöp" olması (1970'lerin başında varsayıldığı gibi) mümkün gözükmese de, içerdiği karmaşıklıklar ve fazlalıklar açısından bir bakteri genomu ile karşılaştırıldığında, tipik bir memeli genomu abartılı bir yapıdır.

Ökaryotik genlerin çoğu intronlarla bölünmüşken, bakteri ve arkelerin genomları birkaç introna sahiptir ve bu intronlar, ökaryotların kullandığından farklı bir mekanizmayla—kendini kırpma—kesilip, çıkarılır. Prokaryotik ve ökaryotik intronlar arasındaki bazı benzerlikler nedeniyle, 1970'lerde intronları keşfeden Walter Gilbert 1987'de, intronların, ortak atadan günümüze kadar gelmiş tüm canlılarda mevcut olduğunu ve bugün onlara sahip olmayan gen ve genomlarda ise tümüyle kaybolmuş olduklarını ileri sürmüştür. Bu "ilk intronlar" varsayımı bugün hala geçerlidir (Poole vd. 1998), fakat intronların, prokaryot-ökaryot ayrımından çok sonra, ökaryotik genomda yakın zamanlarda büyük sayılarla ortaya çıkmış yapılar olduğunu ifade eden karşıt görüş "geç intronlar hipotezi", filogenetik olarak altlarda yer alan birçok ökaryotta intronların bulunmamasıyla desteklenir (Palmer ve Logsdon 1991). Ayrıca, intronların çoğu özel bitki ve hayvan gruplarına özgüdür ve bu nedenle ökaryotik genomlara nispeten yakın zamanlarda girmiş oldukları sonucuna varılabilir (Şekil 19.6).

Ökaryotik genomlar prokaryotik genomlardan çok daha fazla şifrelemeyen DNA içerir. Örneğin; insan genomunun sadece yüzde 1.5 kadarı protein şifreleyen dizilerden oluşur. Tipik bir insan geni yüzde doksan beşe kadar çıkabilen oranda intron içerir; bundan başka gende şifrelemeyen büyük DNA bölgeleri vardır. Bu bölgelerin çoğu, sadece kendini eşleyen ve genom içinde biriken "bencil DNA" olabilir. Bununla beraber, şifrelemeyen DNA'nın yüzde 10'dan fazlası insanlar ve fareler gibi birbirinden uzak türler arasında yaygın bir şekilde korunmuştur; bu durum, arıtıcı seçilimin iş gördüğünü işaret eder (Shabalina vd. 2001). Ayrıca, intronlar dahil birçok şifrelemeyen bölge, yaklaşık 22 baz çifti uzunlukta olan "mikroRNA'lar" gibi RNA dizilerine yazılır. Bazıları genom başına 50,000 kopyaya kadar çıkabilen bu farklı diziler, gen düzenlenmesinde önemli işlevler yerine getirir (Bartel 2004).

Son olarak, prokaryot genlerinden farklı olarak ökaryot genlerinin çoğu, birden fazla mRNA'nın tek bir gen tarafından şifrelendiği almaşık kırpılma (alternative



Şekil 19.6 İntronların filogenetik dağılımı. Özel dalların sağındaki çubuğun genişliği, genlerden kırpılan intronların yaygınlığını gösterir. "Çekirdek tarafından kodlanmış" açıklamasının bulunduğu bu tip dallar, kloroplast ve mitokondrideki—dolayısıyla bakteriden türevlenen—genleri belirtir. Bu tip genler, kökenleri itibarıyla, genelde bakteri genlerinde olduğu gibi, intronlardan yoksundu fakat çekirdekteki genoma taşındıktan sonra intron edindiler. (Palmer ve Logsdon 1991'e göre.)

splicing, AS) işlemine uğrar (bkz. Şekil 8.1). Örneğin; hücreler arasındaki etkileşimlere aracılık eden bir hücre yüzeyi glikoproteinini şifreleyen CD44 geni, en azından 12 tanesi AS'ye uğrayabilen (Roberts ve Smith 2002) 21 ekzon içerir; ve bu ekzonlar binlerce farklı kırpılma ürünü meydana getirme potansiyeline sahiptir. AS, metazoonların sınırlı bir gen takımından sentezlenen proteinlerin işlevsel çeşitliliğini artırabildikleri, temel bir mekanizma olarak görülebilir. Almaşık kırpılma modeli ve kontrolünün ilgili taksonlar arasında nasıl çeşitlendiği ya da nasıl evrimleştiği hakkında hala hemen hemen hiçbir şey bilinmemektedir.

Viral ve mikrobiyal genomlar: En küçük genomlar

Yaşam öyküsü kuramına göre (Bölüm 17) hızlı büyüme ve erken üreme, hızlı toplum büyümesinin sıklıkla görüldüğü canlılarda elverişlidir. Bu nedenle, küçük genomlar daha hızlı kopyalanabildiklerinden, virüs ve bakteri gibi canlılarda yararlıdır. Bu özellik, mevcut kaynaklar için türler arası rekabetin ya da konak-asalak rekabetinin şiddetli olduğu durumlarda, kilit bir uyarlanmadır. Gerçekten de, virüs ve bakterilerin çoğu birçok geninden kurtularak, genomlarını basitleştirmiştir. Bazıları ise, konaklarının genomunu kullanarak oldukça küçük ve belli işlevler için özelleşmiş genomlarla hayatta kalmayı başarır. Örneğin; birçok viral genom sadece üç işlev için protein şifreler; bunlar kendi genomunu eşleme, dış kılıfının yapımı ve konak genomuna katılmadır. Örneğin; HIV'in RNA genomu sadece 9.8 Kb (kilobaz, 1000 baz çifti)'dır ve dokuz açık okuma çerçevesi (geni) şifreler. Primatların üreme ve solunum yolları asalağı olan *Mycoplasma genitalium* bakterisi, 468 protein kodlayan gen içeren yaklaşık 580 kb'lik bir genoma sahiptir. Bu genler bazı temel

moleküler ve metabolik işlevleri yönetme yanında, konağın bağışıklık sistemini aşmak için, süratle değişen çeşitli yüzey proteinleri gibi asalak yaşam uyarlanmalarını sağlar (Razin 1997).

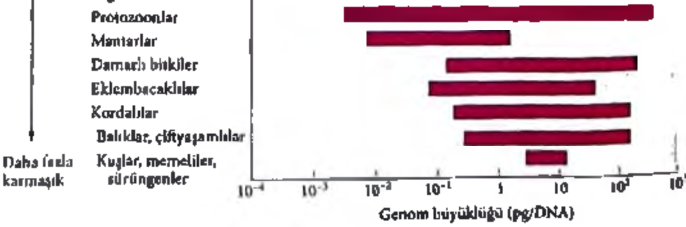
Nancy Moran vd., son 200 milyon yıldır yaprak bitlerinin hücre içi simbiyontu olan *Buchnera* bakteri gurubuna ait azaltılmış genomların evrimini geniş bir şekilde araştırdılar (Moran 2003; van Ham vd. 2003). *Buchnera*, *E. coli* gibi daha iyi bilinen bakterilerin bir akrabasıdır. Genom karşılaştırmaları *Buchnera* türlerinin ortak atasının, *E. coli*'ye göre, 2000'in üzerinde gen kaybettiğini ortaya çıkarmıştır. *Buchnera*'nın konağı olan yaprak bitleri simbiyontlarına, birçok temel besin maddesi ve metabolik işlevler sağladığından, (bkz. Şekil 14.24) simbiyontun genomunda kalan birçok gen üzerindeki seçilim baskısı azalmıştır. Yaklaşık 150 milyon yıldır *Buchnera* suşları birbirinden ayrılmış olsalar bile, gen sırasının bu suşlar arasında korunmuş olması dikkat çekicidir (bkz. Şekil 18.3). Bu korunmuşluk, birçok ribozomal RNA geninin ve hareketli kalıtsal öğelerin kaybının bir sonucu olabilir. Bu öğeler diğer bakteri soylarında gen sırasının kural dışı yeniden birleşimini ve yeniden düzenlenmesini kolaylaştırabilir.

C-değeri çelişkisi

Genom büyüklüğü çoğunlukla pikogram (pg) DNA olarak ölçülür; 1 pikogram kabaca gerçek dizinin 1 Gb'ına (gigabaz=1 milyar baz çifti) eşittir. Yüzlerce canlının genom büyüklüğüne ait veriler karşılaştırıldığında tuhaf bir durum ortaya çıkmıştır. Memeliler gibi fizyolojik ve davranışsal açıdan karmaşık canlıların, basit canlıların genomundan daha karmaşık ve bununla bağlantılı olarak daha büyük genoma sahip olması beklenirdi. Bu durum büyük oranda doğrudur (Şekil 19.7). Bakteriden omurgasızlara ve oradan da omurgalılara doğru, genom büyüklüğünün artışı karmaşıklık anlayışımıza uymaktadır. Fakat, omurgalılar ve çiçekli bitkiler gibi ana gruplar içinde genom büyüklüğü ve canlı karmaşıklığı arasında az bir ilişki olduğu görülmektedir. Örneğin; balon balığının haploit genomu yaklaşık 0.5 Gb'dir, oysa insan ve fare genomlarının her ikisi de yaklaşık 3 Gb'dir; fakat semenderler 50 Gb gibi büyük bir haploit genoma sahiptir. Bundan başka, genom büyüklüğü semender türleri arasında on kattan daha fazlası kadar, hatta aynı genustaki türler arasında yaklaşık iki kat kadar değişir. Benzer şekilde, çiçekli bitkiler 10^8 – 10^{11} bç aralığı içinde yer alan genom büyüklüklerine sahiptir. Aynı zamanda bu aralık bütün omurgalıların genom büyüklüğünü de kapsar.

Bu görünen çelişki 1960'larda Roy Britten, Mary Lou Pardue ve diğerleri tarafından çözüldü. DNA dizi belirlemesinin yaygın şekilde kullanılmasından çok önce genom büyüklüğü birkaç yolla hesaplanıyordu; bu yollardan biri, C_0t* değeri ya da C değeri olarak bilinen DNA içeriği ölçümüydü. C değeri, genellikle bir çoğu canlı için yararlı olmayan büyük miktarda yinelenen diziler içeren *total DNA içeriğine* karşı, işlevsel genlerin çoğunluğunu içeren *tek kopya DNA içeriğinin* karşılaştırmalı bir ölçümüdür. C değeri, tek iplikli DNA'nın zamanla tamamen çift iplikli DNA'ya dönüşümünü (yeniden birleşme) gösteren C_0t eğrilerinin oluşturulması ve yeniden

*C_0t, DNA derişimi (litre başına mol nükleotit) x zaman (saniye)'ı ifade eder.



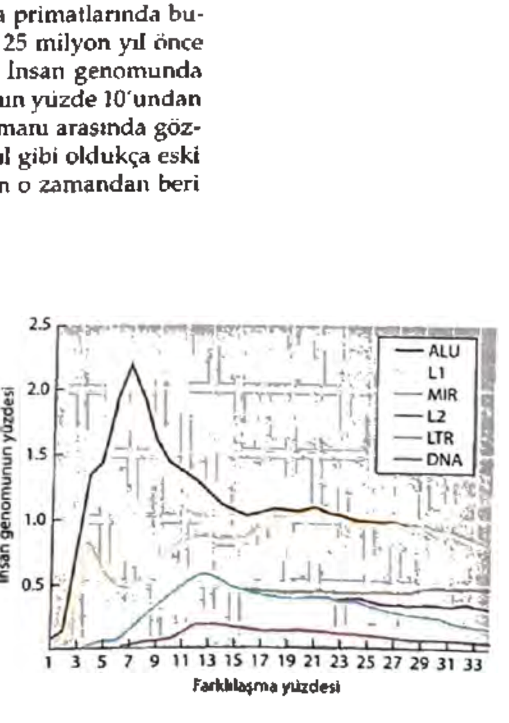
Şekil 19.7 Genom büyüklüklerindeki çeşitlilik. Çubuklar belirli grupların genom büyüklük aralığını gösterir. Taksonlar, canlı karmaşıklığındaki artışa uygun olarak yukarıdan aşağıya doğru düzenlenmiştir. Ökaryotlarda, en büyük genom boyutu ve organizmal karmaşıklığı arasında küçük bir ilişki vardır. Bu "C-değeri çelişkisi" nin, canlıların genomlarında içerdikleri yinelenen DNA (kodlanmayan) miktarı bakımından gösterdikleri çeşitlilikten kaynaklandığı düşünülür. (1 pg DNA yaklaşık olarak 1 milyar baz çiftine eşittir.) (Gregory 2001'e göre)

birleşme kinetiğinden biyokimyasal olarak hesaplanabilir. DNA iplikleri ne kadar hızlı bir şekilde yeniden birleşirse, yinelenen dizilerin yüzdesi o kadar yüksek olur. Araştırıcıların bir genomda yer alan DNA'nın tümünün, bir canlının gelişimi ve fonksiyonu için gereken bilgiyi taşımadığını keşfetmesiyle bağlantılı olarak, ökaryotlarda genom büyüklüğü ve fenotipik karmaşıklık arasında uygunluk olmadığının anlaşılması, C değeri çelişkisi kavramının doğmasına yol açtı. Genomlar türler arasında miktar bakımından büyük farklılıklar gösteren, bilgi içermeyen ve pek çok kereler yinelenen fazla miktarda DNA içerir.

Yinelenen diziler ve hareketli kalıtsal öğeler

Genomun oldukça önemli bir kısmı—insan genomunun hemen hemen yarısı ve *Drosophila* genomunun yaklaşık yüzde 34'ü—kopya sayısına bağlı olarak az yinelenen, orta yinelenen ve çok yinelenen DNA olarak isimlendirilen, yinelenmiş DNA dizilerinden meydana gelmiştir. Bu yinelenen DNA dizilerine santrifüjde oluşan kimyasal gradiyentdeki yeri nedeniyle satelit DNA da denir. İnsan ve diğer memeli genomlarındaki yinelenen DNA'nın ana kaynağı, kendi kendilerini kopya edebilen ve yer değiştirebilen ya da genomun diğer bölgelerine "sıçrayabilen" diziler, yani hareketli kalıtsal öğelerdir (TE) (Bölüm 8). TE'lerin çoğu, çeşitli tiplerdeki retroelemanlardır; bunlar bir RNA yazılım ürünü oluşmasının ardından, yeni kopyaların DNA şeklinde genoma tekrar sokulmasıyla yer değiştirler (bkz. Şekil 8.7). Retroelemanların yerleştiği canlı çoğunlukla konak olarak adlandırılır. Çoğu TE'lerin genleri konak canlının gelişimine ya da işlevine katkıda bulunmayıp, sadece retroelemanın kendisini eşlemesi ve yer değiştirmesi için esas olan proteinleri şifreler. Bunlar BENCİL GENETİK ÖĞE ya da "BENCİL GEN"e bir örnektir.

Genomdaki yeni yerlere taşınan retroelemanların kopyaları tıpkı konak genleri gibi nokta mutasyonlara uğrarlar. Bunlar ya yavru elemanlar üretmeye devam ederler ya da daha sık olarak mutasyonla yozlaşırlar ve artık yer değiştirmeyen eylemsiz öğeler haline gelirler. Bu öğelerdeki mutasyonlar, bir genomda yer alan kopyalar arasındaki ilişkileri belirlemek için kullanılabilir ve bir hareketli kalıtsal öğe ailesinin yaşı, türlerin ayrılma zamanlarının belirlenebildiği aynı yolla hesaplanabilir. Bu, genellikle konak genomun kendisi için hesaplanan hızlardan elde edilen nokta yer değiştirmenin kesin hızının hesaplanmasını gerektirir. Örneğin; "kısa serpiştirilmiş çekirdeksel elemanlar" (SINEs) olarak isimlendirilen bir TE grubuna ait olan *Alu* elemanları, özgü oldukları hominoid primatlarda (*Homo, Pan, Gorilla, Pongo* ve *Hylobates*) bol miktarda bulunurlar. Diğer Eski Dünya primatlarında bulunmadıkları için *Alu* elemanları, diğer primatlardan yaklaşık 25 milyon yıl önce ayrılan atasal bir hominoid soyda meydana gelmiş olmalıdır. İnsan genomunda 500,000'in üzerinde *Alu* kopyası vardır ve bunlar insan DNA'sının yüzde 10'undan fazlasını oluşturur. İnsan genomuna dağılmış yüzlerce *Alu* elemanı arasında gözlenen nokta mutasyon sayısı, bunların yaklaşık 40-50 milyon yıl gibi oldukça eski bir zamanda çoğalmaya uğradıklarını ve yer değiştirme hızının o zamandan beri yavaşladığını gösterir (Şekil 19.8).

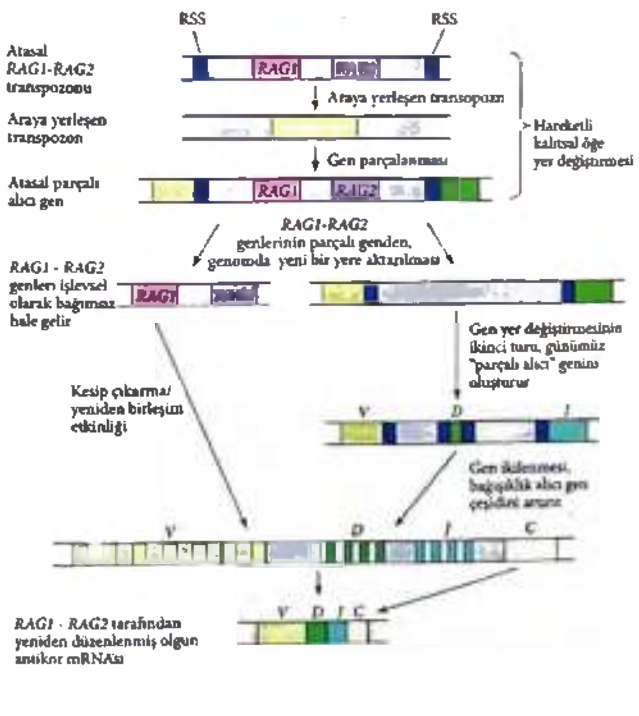


Şekil 19.8 İnsan genomundaki retroelemanların yaş dağılımı. X ekseni, bir retroelemanın ele alınan iki kopyası arasındaki farklılaşma yüzdesidir, Y ekseni ise o farklılaşma derecesine sahip kopya sayılarının yüzdesidir. Altı farklı retroeleman gösterilmiştir: *Alu* elemanları, L1 ve L2 LINE elemanları, memeli genomuna serpiştirilmiş tekrarlar (MIR), uzun uç tekrar elemanları (LTR) ve DNA hareketli kalıtsal öğeleri. Eğer değişim yüzdesi, kabaca zaman ölçüsü olarak kullanılabilirse, şekil, çoğu *Alu* elemanlarının, yaklaşık 40 ila 50 milyon yıl önce, bundan daha önceki ya da daha sonraki tarihlerde azalan çoğalma hızlarıyla.(yüzde 7 fark) bir artış patlamasına uğramış olduğunu gösterir. Buna karşın L1 çizgileri, çok uzun bir zaman önce kabaca yüzde dörtlük bir farka denk gelen (~25 milyon yıl) ve sayılarda ikinci bir tepe şeklinde görülen, oldukça uzamış bir çoğalma fazı geçirmiş gibi gözükmektedir. MIR ve L2'lerin tümü eskidir ve genomda yıkılma ve kaybolma yolundadırlar. (Deininger ve Batzer 2002'ye göre)

Hareketli kalıtsal öğelerin yer değiştirmesinin bireyin uyum başarısı üzerindeki etkisi büyük oranda, yer değiştirmenin nerede olduğuna bağlıdır. Hareketli kalıtsal öğelerin yeni kopyalarının üretimi ve genoma sokulması, konak canlının başarımı üzerinde genellikle küçük bir etkiye sahip olmalıdır, çünkü içine ya da yakınına sokuldukları genleri etkilerler. TE'ler genler arasındaki bölgelerde ve intronlarda bulunma eğilimindedir. Şifreleyen bölgelerden TE'ler çoğu kez zararlı mutasyonlara yol açar ve arıtıcı seçilimle yok edilirler.

Hareketli kalıtsal öğelerin sıçraması en azından iki çeşit genetik etkiye sahip olabilir. Birincisi, mutasyonlara neden olurlar; örneğin farelerdeki bütün genetik mutasyonların yüzde 10'unun, birçoğu şifreleyen bölgelere ya da kontrol bölgelerine yapılan RNA aracılı sıçramalardan kaynaklandığı düşünülmektedir. İkincisi, bir hareketli kalıtsal öğenin genomun farklı kısımlarındaki yinelenmiş kopyaları, kural dışı yeniden birleşim için gereken kalıpları sağlayabilir. Bu durum çoğunlukla kromozom ya da gende, bazı genetik madde kayıplarıyla sonuçlanan yeniden düzenlenmelere neden olur (bkz. Şekil 8.8). Örneğin; kalıtsal lösemiler gibi bütün insan genetik hastalıklarının yaklaşık yüzde 0.3'ünün bu yolla ortaya çıktığı düşünülmektedir (Deininger ve Batzer 2002). Konak başarımının, zararlı mutasyonlar ve kromozom yeniden düzenlenmeleri nedeniyle azalması, hareketli kalıtsal öğelerin konak genomunda bulunduklarından daha fazla olmamalarının ana nedeni olarak düşünülmektedir (Charlesworth ve Langley 1989).

Hareketli kalıtsal öğelerin sıçraması bazen uyumsal evrime yol açabilir. Belki de en çarpıcı örnek, omurgalı bağışıklık sisteminin meydana gelişiyle ilgilidir (Şekil 19.9). Çok fazla sayıdaki olası antikor proteinlerinin her biri üç diziden (*V*, *D* ve *J* adı verilen) oluşan bileşik bir gen tarafından üretilir. Bu üç dizi, genomda fiziksel olarak ayrı olan fakat *V-D-J* yeniden birleşimi olarak bilinen bir mekanizmayla bağışıklık cevabı sırasında bir araya getirilir. Her *V*, *D* ve *J* parçasının uçları, tek bir işlevsel gene farklı elemanların katılımını kusursuz bir şekilde yönlendiren, 12-bç ve 23-bç yeniden birleşim sinyal dizileri taşır. David Schatz vd. (Agrawal vd. 1998) *V-D-J* birleştirilmesinden sorumlu olan proteinlerin, DNA'daki özel yerlere, özel dizilerin taşınmasına neden olabildiklerini ve bu proteinleri şifreleyen *RAG1* ve *RAG2* genlerinin intronlardan yoksun—bir mRNA'nın sıçramasından türeyen genlerin ortak



Şekil 19.9 *RAG* genlerinin RNA aracılığı ile yer değiştirmeleri yoluyla omurgalı bağışıklık sisteminin ortaya çıkışı. *RAG1* ve *RAG2*'nin protein ürünleri, elemanları kodlayan alıcı genine komşu yeniden birleşim sinyal dizilerine (RSS) bağlanarak, omurgalı bağışıklık sisteminin yeniden birleşim reaksiyonlarını yerine getirirler (açık yeşil, koyu yeşil ve açık mavi renkli dikdörtgenler). Bu olaylar, genomdan kesilip çıkarılma sırasında hareketli kalıtsal öğeler tarafından katalizlenen işlemlere çok benzerler. Şema, immünoglobulin ve T-hücre alıcı lokuslarındaki "parçalı genler" in kökeniyle ilgili bir varsayımı göstermektedir. RAG içeren atasal bir transpozonu önce, eskiden kalma değişken bölgeli bir alıcı genine sokmak ve böylece onu kodlayıcı bölgelerin (atasal parçalı-alıcı geni) uçlarında yer alan RSS'lere sahip farklı elemanlara bölmek, kilit niteliğinde evrimsel olaylardı (üst). Bu transpozisyonu takiben, *RAG1* ve *2* genleri parçalı genlerden kaybolurlar ve işlevsel ve genomik açıdan bağımsız hale gelirler. Transpozisyon ve gen kaybı olayları, günümüz omurgalı alıcı genlerinde bulunan *V*, *D* ve *J* tipi parçalı genleri üretmek amacıyla yinelenir ve gen ikilenmesi işleminin birkaç kez yinelenmesinden sonra, günümüzdeki *V*, *D* ve *J* eleman kümeleri meydana gelir (sağ altta). *V-D-J* genlerinin RSS'sini tanıyarak ve araya giren boşluk dizilerini kesip atarak, bu transpozisyon ve kesme işlemlerinde *RAG* genleri aslında atasal görevlerini yerine getirmektedir. *RAG1* ve *2* genlerinin, araştırılan çoğu genomda intronlar tarafından kesintiye uğratılmamış olması ve genomda birbirine komşu halde bulunması, onların RNA aracılığı ile yer değiştiren genlere (retrotranspozon) benzerliklerini düşündürmektedir. (Agrawal vd. 1998'e göre)

bir özelliği—olduğunu buldular bu olaylar ile oluşan ürünler, tipik TE'ler tarafından üretilen uzun uç tekrarlarını (LTR'ler) anımsatan, kısa uç kopyalarını içerir. Bu yazarlar, omurgalı bağışıklık sisteminin ortaya çıkışının, *RAG1* ve *RAG2* genlerinin atalarını içeren bir TE'nin genoma katılmasıyla gerçekleştiği varsayımında bulundular. Bu TE, atasal immunoglobulin benzeri geni, *V*, *D* ve *J* dizilerinin ataları olan ve her biri uç tekrarlarla sınırlanmış olan birkaç bileşene bölmüştür. Bu atasal uç tekrarlar, günümüz genomlarındaki *V*, *D* ve *J* dizilerini sınırlayan yeni bileşim sinyal dizilerine evrimleşmiştir. Bağışıklık sisteminin ortaya çıkışı—ata omurgalıların yeni yaşam ortamlarına doğru genişlemesine ve yeni karşılaştığı sayısız asalakla savaşmasına olanak veren özelliklerden biridir—hareketli bir kalıtsal öğenin bir immünoglobülin geniyle "şanslı bir çarpışmasının" sonucu ortaya çıkmış olabilir.

Michael Lynch ve John Conery (2003) canlıların başarımına küçük bir katkı sağladığı görünen çeşitli genomik özelliklerin – intronlar, hareketli kalıtsal öğeler, büyük şifrelemeyen DNA dizileri – küçük ve yeterli toplum büyüklüklerine sahip türlerde daha yaygın olabileceğini işaret ettiler. Bu araştırıcılar virüs ve bakterilerin sahip olduğu olağanüstü toplum büyüklüklerinin, genomun basitleşmesine imkan veren yararlı mutasyonların birikmesini kolaylaştırdığını ileri sürmüşlerdir. Bunun aksine, ökaryotların daha küçük toplum büyüklüklerine sahip olması, uyumsal olmayan özelliklerin yerleşmesini kolaylaştırır (Bölüm 10). Bu yaklaşım, genom yapılarının ve büyüklüklerinin çeşitliliğini açıklayan, bugüne kadar geliştirilmiş en iyi varsayımdır.

Yeni Genlerin Ortaya Çıkışı

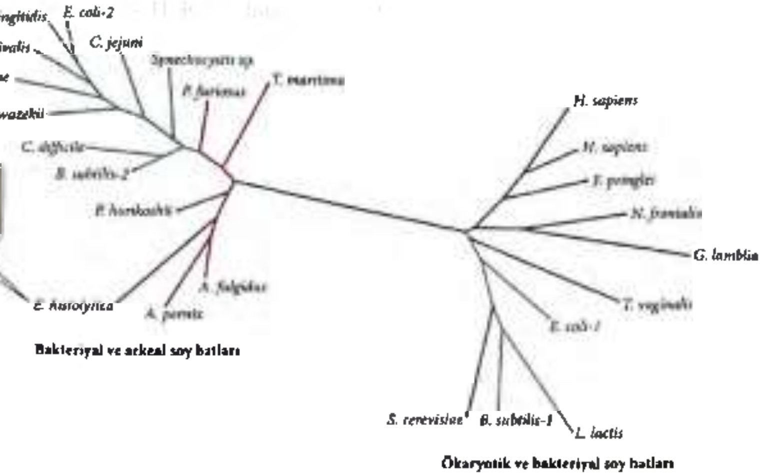
Memeli genomlarındaki yaklaşık 30,000 farklı işlevsel genin yaşayan canlıların en eski atasında yer almış çok daha az sayıdaki genden evrimleşmiş olduğu açıktır. Belki de, insan genomundaki tüm genler sonuçta, dünyadaki ilk yaşam organizasyonlarını sağlamış olan tek bir gen ya da gen takımının soyundan gelir. Bundan başka, işlevsel genlerin sayısı büyük canlı grupları arasında farklıdır. Bu kadar gen nasıl ortaya çıkar ve hangi süreçler yeni genlerin ortaya çıkışına yol açar?

Evrim biyologları bir türün genomundaki genlerin, ya aynı genomda ya da farklı bir türün genomunda daha önceden var olan genlerden oluştuğuyla ilgili çeşitli mekanizmalar tanımlamışlardır. Bu mekanizmalar yatay gen aktarımı, ekzon karılması, gen kimerizmi, retrotranspozisyon, motif çoğaltımı ve gen ikilenmesini (duplikasyon) içerir (Long vd. 2003a).

Yatay gen aktarımı

1970'lerde Carl Woese 16S rRNA dizilerini analiz etti ve Yaşam Ağacının üç ana "alem" ya da "bölgeye" ayrılmasını önerdi: Bakteriler, Arkeler ve Ökaryalar (bkz. Şekil 2.1). Ona göre, Arkeler ve Ökaryotlar kardeş gruplar olarak görünüyordu. Woese'nin özgün çalışmasından bu yana, önerdiği filogeni, diğer birçok gen dizisi ile desteklenmiştir. Bunun aksine bazı gen dizileri, Ökaryotlar ve Bakteriler arasında bir kardeş grup ilişkisini işaret etmektedir. Bölüm 2'de gördüğümüz gibi (bkz. Şekil 2.21), farklı filogeniler oluşturulurken, farklı genlerden benzer yönde güçlü destekler sağlandığında, bu durum, değişik soylar arasında **yatay gen aktarımı** (**LGT**) gerçekleştiği varsayımını akla getirir. Günümüzde genetik materyalin yaşam tarihinin ilk başlarında, oldukça farklı soylar arasında sıklıkla taşınmış olduğu düşünülmektedir ve hatta bazı yazarlar ökaryotların, Arkeler ve Bakterilerin bir çeşit kaynaşması şeklinde temsil edildiği bir ağacı desteklemektedir (Doolittle 1999).

Yatay gen aktarımı (LGT, horizontal gen aktarımı da denir) çok daha yakın zamanlarda da meydana gelmiştir. Örneğin; yılda 50 milyondan fazla insanda dizanteriye neden olan tekhücreli ökaryot *Entamoeba histolytica*, insan kalınbağırsağında ve doku apselerinde diğer birçok ökaryotun sahip olmadığı fermantasyon enzimleri sayesinde oksijensiz olarak yaşayabilir. Filogenetik bir analiz (Şekil 19.10) bu fermantasyon enzimlerinin birkaçının Arkelerden yatay aktarımla elde edilmiş olduğunu göstermiştir (Field vd. 2000). Belki de 40 ila 50 insan geni kökenlerini bakterilerden almıştır (Salzberg vd. 2001). Yeni genom dizi verileri, LGT'nin özellikle prokaryotlar arasında sık olabildiğini ve farklı plazmitlerde ortaya çıkan yeni uyumsal mekanizmaların, LGT yoluyla filogenetik olarak yayılmasının özellikle mümkün olduğunu göstermektedir (Ochman vd. 2000).

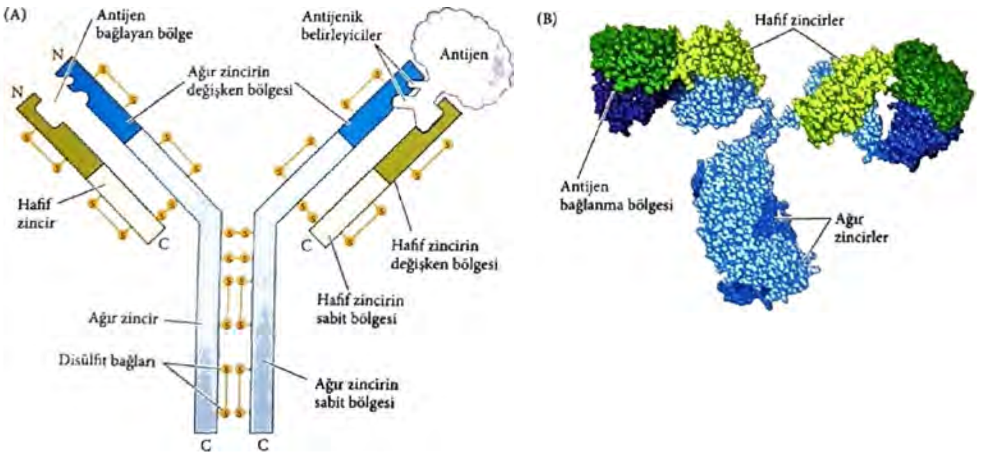


Şekil 19.10 Arkelerden, ökaryotik protist *Entamoeba histolytica*'ya yatay gen aktarımıyla ilgili filogenetik kanıt. Şekildeki ağaç, fermantasyon yolunun bir aşamasında, malatı piruvata dönüştüren malik enzimin yaklaşık 400 amino asidi temel alınarak çizilmiştir. Arkeler kırmızı, bakteriler yeşil ve ökaryotlar ise mavi ile gösterilmiştir. Sahip oldukları malik enzimlerin dizi analizleri temel alınarak, *Entamoeba histolytica* ve diğer protist soylarının kümelendirildiği bu ağaç, en yalın ağaçtan 46 adım daha uzundur ve bu nedenle amino asit verilerinin oldukça kötü bir açıklamasıdır. Bununla beraber, hücre yapısı ve diğer gen dizileri, *Entamoeba*'nın tipik bir ökaryot olduğunu açıkça gösterir. (Field vd. 2000'ye göre.)

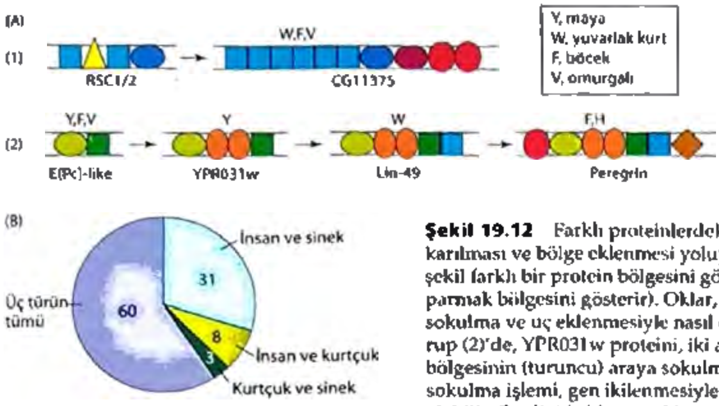
Ekzon karılması

Yatay gen aktarımı belirli bir soyun genomuna yeni genler katar, fakat bu genler asıl türde hala bulunmaya devam ederler. Diğer bazı mekanizmalar gerçek anlamda yeni genler oluştururlar. Bu mekanizmalardan biri ekzon karılmasıdır.

Ökaryot genler intronları ve ekzonları içerir. Bir genin ekzonlara bölünmesi ile proteinin bölgelere bölünmesi arasında genellikle yakın bir benzerlik vardır. Bir **protein bölgesi** (ya da "modülü"), aynı proteinin diğer bölgelerinden bağımsız olarak özel üç boyutlu bir yapı kazanabilen, küçük bir (~100 amino asitli) kısımdır. Bir araya geldiklerinde olgun bir protein oluşturmakla birlikte protein bölgeleri, diğer bölgelerin yokluğunda genellikle işlevlerini tam olarak yerine getiremeseler de, çoğunlukla kendilerine özgü işlevlere sahiptirler. Örneğin; antikorlar esas olarak immunuglobulin bölgeleri yoluyla, bağışıklık yanıtı sırasında yabancı proteinin yerleştiği ana çatalın iki ucunu oluşturma işlevini görür (Şekil 19.11).



Şekil 19.11 **İnsan immünoglobulinindeki protein bölgeleri antijenleri bağlar. (A) Bir insan antikor (immünoglobulin) molekülünün şeması. Hafif (yeşil) ve ağır (mavi) zincirlerin değişken kısımlarındaki protein bölgeleri, bağışıklık yanıtı sırasında yabancı proteinleri bağlayan çatalı (antijen bağlanma yeri) oluşturur. Bu bölgelerdeki sınırsız çeşitlilik, bağışıklık sisteminin antikor işlevi için önemlidir. (B), (A) şemasındakine benzer bir düzende hazırlanmış üç boyutlu moleküler model.**

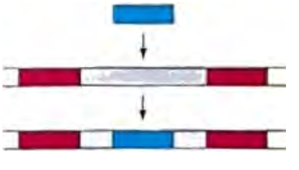


Şekil 19.12 Farklı proteinlerdeki bölgelerin korunumu ve evrimi. (A) Ekzon karılması ve bölge eklenmesi yoluyla kromatin proteinlerinin çeşitlenmesi. Her şekil farklı bir protein bölgesini gösterir (örneğin, parlak kırmızı oval bir çinko parmak bölgesini gösterir). Oklar, yeni proteinlerin, bölgelerin karılması, araya sokulma ve uç eklenmesiyle nasıl evrimleşmiş olabildiğini gösterir. Örneğin gurup (2)'de, YPR031w proteini, iki artırıcı (Ep1 ve Ep2; yeşil) arasındaki iki PHD bölgesinin (turuncu) araya sokulmasıyla, E (Pc) benzeri proteinden ayrılır. Araya sokulma işlemi, gen ikilenmesiyle farklı genlerin ortaya çıkışından sonra oluşmuş olabilir. Bu dizide bir sonraki protein olan Lin-49; bir bromo bölgenin (mavi kare) uca eklenmesi ve buna ilaveten bir uç BMN bölgenin (kahverengi) ve bir başlangıç çinko parmak bölgesinin de ilavesiyle YPR031w proteininden türevlenmiş olabilir. (B) (A)'dakiler gibi farklı proteinlerin bölge yapısındaki benzerlikler, "korunmuş bölge yapısı" olarak adlandırılır. Bu şema, bölge yapısının, genom dizisi hemen hemen belirlenmiş üç tür arasında ortaklaşa paylaşıldığı kromatin proteinlerinin oranını gösterir. (Uluslararası İnsan Genom Konsorsiyumu 2001'e göre)

Yüzlerce farklı protein bölgesi bilinmektedir ve proteinlerin çoğu birkaç farklı bölgeden meydana gelen mozaiklerdir. Örneğin; değişik tipte kollagenler, farklı dizilere sahip, sayıları beşe kadar çıkabilen farklı tipte bölgeler içerirler. Bu bölgelerin bazısının yinelenebildiği bilinmektedir. Nükleotit bağlayan bölge ve "hem" bağlayan bölge gibi bazı bölgeler birçok farklı proteinde mevcuttur.

İnsan, *Drosophila* ve maya genomlarındaki gen yapılarının karşılaştırılması birçok genin **bölge eklenmesi** ile evrimleştiğini göstermiştir. Bu işlemde yeni genler, atasal genlerin başlarına ya da sonlarına bölge eklenmesiyle oluşturulur. Örneğin; kromatinle ilişkili çoğu genler kromobölgeler, çinko parmaklar ve helikaz/ATPaz bölgeleri gibi çeşitli bölgelerin ilavesiyle evrimleşmiştir (Şekil 19.12).

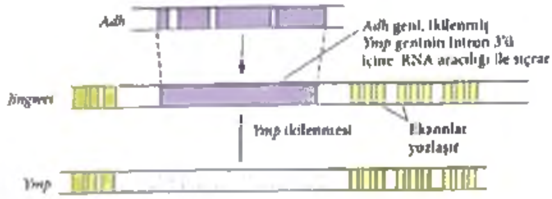
Bazı proteinlerdeki bölgeler ile gen ekzonları arasındaki yakın benzerlik, **ekzon karılması** varsayımına yol açmıştır. Bu varsayıma göre genlerdeki çeşitliliğin çoğu, gen içine yerleşmiş intronlarda meydana gelen kural dışı (benzeşik olmayan) yeniden birleşimle yeni ekzon kombinasyonlarının oluşması sonucu meydana gelmiştir (Şekil 19.13). Long vd. (2003b) ökaryotik genomlardaki tüm ekzonların yüzde 19'unun ekzon karılması yoluyla, daha önce mevcut olan ekzonlardan oluştuğunu saptadı. Bitkilerdeki ekzon karılma işlemine ait ilk iyi belgelenmiş örneklerden biri, aynı zamanda ekzon karılmasının genlere nasıl yeni işlev kazandırdığını da gösterir. Patateste (*Solanum tuberosum*) sitokrom *c1*'in dokuz ekzonu vardır ve bu ekzonlardan ilk üçü mitokondride proteinin enzim katalizini gerçekleştireceği yerin belirlenmesinden sorumludur. Kapsamlı protein dizi veri tabanı araştırmasında Long vd. (1996) patates sitokrom *c1*'inin ilk üç ekzonunun, mısır, *Arabidopsis* ve diğer bitkilerde gliseraldehit 3 fosfat dehidrogenazı şifreleyen ilgisiz bir genin (*Gapdh*) ilk üç ekzonuyla önemli dizi benzerliği gösterdiğini buldular. Böylece, sitokrom *c1*'in lider dizisindeki organele bağlanmayı hedefleyen işlev, *Gapdh*'den kazanılmış bir dizi tarafından üstlenilmiştir.



Şekil 19.13 İntronların aracılık ettiği ekzon karılması yoluyla yeni genlerin ortaya çıkışı. Renkli kutular ekzonları ve onları bağlayan ya da uçlarında yer alan gri kutular ise intronları gösterir. Daha önceden varolan bir ekzonun (mavi) burada, farklı bir genin intronik bir bölgesine sokulduğu gösteriliyor. Bu süreç iki katılımcı genin intronları arasında kural dışı yeniden birleşim yoluyla başarılmış olabilir. (Long vd. 2003b'ye göre)

Gen kimerizmi ve işlenmiş sözdegenler

Bir **kimerik gen** iki ya da daha fazla farklı atasal genden türemiş parçalardan oluşan bir gendir. Bazı kimerik genlerin ekzon karılmasıyla ortaya çıktığını görmüştük. Kimerik gen oluşumunu sağlayan ekzon karılması, ekzonların genetik alışverişin meydana geldiği yerler olan intronlar tarafından ayrıldığı durumlarda meydana gelir. Kimerik genler, olgun bir mRNA'nın cDNA şeklinde ters yazıldığı ve bir başka gen içine sokulduğu retrotranspozisyon işlemi ile de oluşabilir. Sonuçta



Şekil 19.14 Yeni bir *Drosophila* geni olan *jingwei*'nin ortaya çıkışı (mavi kutu). *Sarı imparator*'un (*Ymp*) iki kopyası, gen ikilenmesi yoluyla ortaya çıktı. Atasal *Adh* geni, yaklaşık 2.5 milyon yıl önce *Ymp*'nin bu kopyalarından birinin İntron 3'üne RNA aracılığıyla yerleştirildi. Yer değiştirme işleminden sonra, *Adh* yazılım ürünü, beraberinde yeni bir durdurucu kodon getirdiğinden, *Ymp*'nin yeni *Adh* ekzonunun alt bölgesindeki ekzonlar yozlaştılar. *Adh*'nın alkol toleransının düzenlenmesinde bir işlevi olduğu bilinmesine karşın *Ymp*'nin işlevi büyük oranda bilinmemektedir. *jingwei*' nin son 2-3 milyon yıl içinde evrimleşen yeni işlevinin ise, hormon ve feromon metabolizmasıyla ilişkili olduğu son yıllarda bulunmuştur. (Long vd. 2003a'ya göre).

ortaya çıkan, intronlar tarafından bölünmemiş kesintisiz dizilere—ekzon grupları ya da tam genler—sahip olan bir gendir; ancak genin dizisi intronlarla kesilmiş diğer genlerdeki dizilere yakın benzerliktedir.

Bu sürecin keşfedilmiş ilk örneği, sadece *Drosophila teissieri* ve *D. yakuba* türlerinde bulunan *jingwei* geniydi. Bu gen dört ekzondan meydana gelir; ekzonların ilk üçü hem bunlarda hem de diğer *Drosophila* türlerinde bulunan *Sarı imparator* (*Ymp*) genine benzeşiktir (Şekil 19.14) ve *Drosophila* ekzonları için tipik olan bir uzunluğa sahiptir. Oysa dördüncü ekzon tam bir gen kadar uzundur. Bu dördüncü ekzonun dizisi, çok iyi araştırılmış olan alkol dehidrogenaz (*Adh*) geninin şifreleme yapan dizisinin tamamına yüzde 90'dan daha fazla benzerdir. Fakat *Adh* geni çok intron içerse de *jingwei*'nin dördüncü "ekzonu" intronsuzdur. Bu bilgilerden, *Adh*'nın retrotranspoze olmuş bir kopyasının, *Drosophila teissieri* ve *D. yakuba*'nın atasındaki *Ymp* geninin üçüncü intronunun ortasına yerleşerek, kimerik *jingwei* genini oluşturduğu açıkça anlaşılmaktadır. *Ymp*'nin ilk üç ekzonu retranspoze olan *Adh* geninin anlatım tarzını değiştirmiştir, çünkü *jingwei*, her iki türde de tam olarak *Ymp*'nin gösterdiği testise özel gen anlatım modeli sergiler. Buna karşılık *jingwei*, *D. yakuba*'nın diğer dokularında ve gelişim evrelerinde bu görevine ilave anlatımlar da yapar.

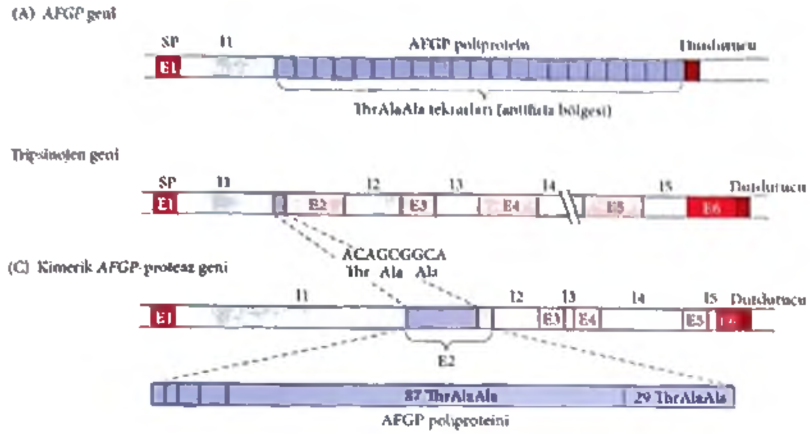
İntronlara sahip bir gene ait bu yönde destekleyici bir kanıt bulunmasa da, herhangi bir intronsuz genin, genellikle intron kaybına yol açan retrotranspozisyonu ile ortaya çıkmış olması mümkündür. Örneğin; insanlarda ve diğer memelilerde bulunan, büyük ve çeşitli G-proteinle bağlı alıcı (GPCR'ler) ailesinin çoğu intronsuzdur, oysa birçok omurgasız GPCR'lerinin intronları vardır (Gentles ve Karlin 1999). Bu nedenle memeli gen ailesi intronlara sahip atasal bir genin retrotranspozisyonu ile ortaya çıkmış olabilir.

Böyle birçok retrotranspozisyon olayı, **işlenmiş sözdegen*** olarak adlandırılan yeni fakat işlevsiz genlerin oluşmasına neden olur. Bu genlerin DNA dizisi, ilk olarak ikilendikleri, işlevsel genlerinkine benzese de, doğru sonlanma noktasından önce bulunan durdurucu şifre sözcükleri ve genin okuma çerçevesine zarar veren parça kayıplarına sahiptirler. İşlenmiş sözdegenler insan ve diğer ökaryotik genomlarda yaygındır; insanlarda en azından 8000, belki de daha fazla, işlenmiş sözdegen vardır (Torrents vd. 2003; Zhang vd. 2003). İşlenmiş sözdegenler, kendilerinin kökenini gösterecek ayırt ettirici dizileri ortadan kaldıran mutasyonları biriktirdiğinden, en sonunda bunların kökeni ve hatta niteliği bile ayırt edilemez hale gelir.

Motif çoğaltımı ve ekzon kaybı

Genler içindeki özel motiflerin çoğaltımı yeni işlevlere sahip, yeni genlerin oluşumuna yol açabilir. Okyanusun güneyinde Antarktika civarındaki notothenioid balıklar, çoğu omurgalının kanının donacağı okyanus sıcaklıklarında yaşama kabiliyetinde olmalarıyla ünlüdür. Bu balıklar buz kristallerini kırmaya ve kanı donmaktan korumaya yarayan kısa polipeptitleri şifreleyen çeşitli antifriz glikoprotein (*AFGP*) genlerini evrimleştirmiştir. *AFGP* genleri defalarca yinelenen, tamamı 234

*Bir sözdegen işlevsel bir genden türemiş olan işlevsiz herhangi bir DNA dizisidir; işlenmiş bir sözdegen mRNA'nın cDNA'ya retrotranspozisyonu yoluyla ortaya çıkmış bir sözdegen'dir.



Şekil 19.15 Antarktika notothenoid balıklarının AFGP genlerinin evrimi. (A) Bir Antarktik notothenoidine ait tipik ve işlevsel bir AFGP geni. Bu gen Ekzon 2 (E2)'de kodlanan ve antifiriz bölgesini kapsayan ThrAlaAla tekrarlarını içerir. (B) AFGB geninde de bulunan ekzon 1 ve 6'da (kırmızı renkte) olduğu gibi, ekzon 2'nin başlangıcında yer alan tek bir ThrAlaAla motifi gösteren tipik bir tripsinojen geni. (C) Dev bir Antarktik dişbalığına (*Dissostichus mawsoni*) ait kimerik bir AFGP geni. ThrAlaAla tekrarlarını kodlayan mavi renkteki ekzon, tripsinojen genindeki ekzon 2'nin üst bölgesinde yerleşmiş olan tek bir motifin defalarca genişlemiş halidir. *Dissostichus*'un AFGB geni tipik bir tripsinojen geninde yer alan ekzonların çoğuna sahiptir. Fakat çoğunlukla, genişlemiş üçlü motif antifiriz bölgesinden meydana gelen, ikinci bir melez ekzon (E2)da içerir. (Cheng ve Chen 1999'a göre.)

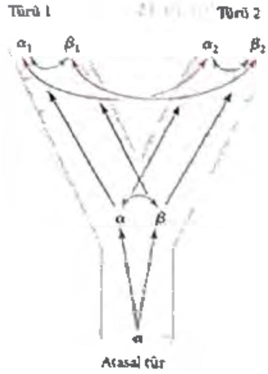
amino asitten oluşan, kısa, üç amino asitli monomerleri şifreler (Treonin-Alanin-Alanin, ThrAlaAla; Şekil 19.15A). Bu genler, bir proteaz olarak tamamen farklı bir işleve sahip tripsinojen geni ile ortak bazı özellikleri paylaşır.

Ekzon 2'ye kadar uzanan tripsinojen geninin başlangıcındaki tüm diziler, tripsinojen ekzon 2'sinin başında yer alan tek bir ThrAlaAla motifini içeren *AFGP* geninin başlangıcındaki yapılara benzer (Şekil 19.15B). Buna ilave olarak, *AFGP* geninin ekzon 6'sı ve 3′ ucunun dizisi tripsinojeninkine benzer. Buna karşın, *AFGP* geni tripsinojen geninin merkezi ekzonlarının eşdeğerinden yoksundur. Bu kanıt, atasal bir tripsinojen geninin ekzon 2'sindeki tek bir üçlü amino asit motifinin *AFGP* geninin ekzon 2'sini oluşturmak üzere genişlediğini gösterir. Bu olayın belirli bir noktasında ya da sonrasında, atasal tripsinojen geninin ekzon 3-5'i kayboldu. Nitekim tripsinojen benzeri atasal bir genden modern bir *AFGP* genine geçişte evrimsel bir ara durumu temsil ettiği görünen, dev Antarktika dişbalığında (*Dissostichus mawsoni*) kimerik bir *AFGP* geni bulunmuştur (Şekil 19.14C). Böyle genlerin, notothenioidlerin Antarktika'yı çevreleyen çok soğuk sularda koloni oluşturmasına ve çeşitlenmesine izin veren yaşamsal bir rol oynadığına inanılmaktadır.

Gen ikilenmesi (duplikasyon) ve gen aileleri

Gen ikilenmesi, yeni genlerin ortaya çıkışında gözlenen en yaygın yollardan biridir. Bu işlemde yeni genler daha önce mevcut genlerin ikilenmesi sonucu ortaya çıkarlar. Birçok gen, **gen aileleri** olarak isimlendirilen, belirgin bir ortak ata yoluyla birbirleriyle ilişkili olan ve genellikle farklı işlevleri olsa da ortak bir amaca sahip, daha büyük gen gruplarının üyeleridir. Örneğin; globin genlerinin (bkz. Şekil 8.3) hepsi, hem grubu bağlayan bir bölgeye sahiptir ve bu yolla oksijeni bağlayabilen proteinleri şifrelerler. Memelilerde, ε-, ζ- ve γ-globin zincirleri yüksek oksijen ilginliğine sahiptir ve anlatımları embriyonik dokularda yapılır, oysa α- ve β-globinler yetişkinde işlev görürler. Gen ikilenmesinin moleküler mekanizması hâlâ tam olarak anlaşılmamıştır. Gen ikilenmesi, (gen ailelerinin üyeleri genellikle benzer intron-ekzon yapısına sahip olduğundan) DNA düzeyinde meydana gelir ve gen ailelerindeki kopya sayısını eşit olmayan krosingover'in (bkz. Şekil 8.5) değiştirdiği bilinmektedir.

Bir gen ailesinin üyeleri arasındaki ilişkiler hem türler arasında hem de bir tür içinde filogenetik olarak analiz edilebilir. Genler arasındaki bu iki çeşit ilişki, iki benzeşiklik formunu temsil eder. Bu durum **ortoloji** ve **paraloji** şeklinde iki farklı terimin ortaya çıkmasına neden olmuştur. Ortolog genler farklı canlılarda (örneğin; farklı türler) bulunurlar ve canlı düzeyinde filogenetik bölünmeyle ortak bir atasal genden ayrılmışlardır. Bunun aksine, gen ailelerinin üyeleri paralogtur, yani gen kopyalanması yoluyla ortak bir atasal genden kaynaklanmışlardır (Şekil 19.16).

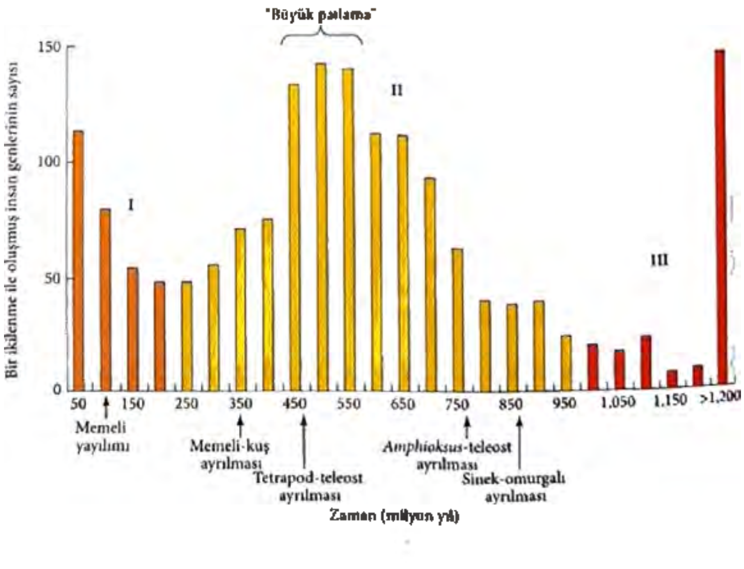


Şekil 19.16 Gen ailelerinde paraloji ve ortoloji. Atasal bir gen (α) kopyalanma geçirdiğinde, meydana gelen iki gen (α + β) bir digeriyle paralog bir ilişkiye sahip olur (mavi ok). İkilenme sonrası meydana gelen türleşme olayı, iki paralog genin atasal takımının birbirinden ayrılmasıyla meydana gelir. İki ayrılmış türün genomlarında, α + β hala paralog bir ilişkiye sahiptir (mavi oklar). Bununla birlikte, tür 1 ve tür 2' deki α kopyaları ortologdur (kırmızı oklar), çünkü iki gen birbirleriyle, ikilenme yoluyla değil, türleşme yoluyla ilişkilidir. Benzer şekilde tür 1 ve tür 2'deki α kopyaları da ortologdur.

Birçok gen büyük kromozom parçaları, hatta tüm bir genomun parçası olarak ikilenmiştir (poliploidi; bkz. Bölüm 16). DNA dizi karşılaştırmalarına göre, çoğu ikilenmiş olan genin hemen hemen aynı zamanda ayrılmış gibi gözükmesi, böyle ikilenme olaylarına kanıt olarak verilebilir. Tüm genomun bir "büyük patlamada" mı, yoksa genomun çoğunun uzun bir sürede azar azar mı ikilendiği ile ilgili sorular ("sürekli mod" modeli), birçok ikilenmiş paralog arasındaki ayrılmaların yaş dağılımı incelenerek yanıtlanabilir ve böylelikle moleküler saat mantıklı bir şekilde kullanılmış olur. Örneğin; tüm omurgalı genomunun önce çeneli omurgalıların ortak bir atasında ve daha sonra balıkların atasında tekrar kopyalandığı varsayılmıştır (Prince ve Pickett 2002). Gu vd. (2002) insan genomundaki 749 farklı gen ailesinin filogenetik analizinden çıkarılan 1739 gen ikilenmesi işlemi için geçen zamanı hesapladılar. Paraloglar arasındaki ayrılmaların dağılımı hem "büyük patlama" varsayımı (frekans dağılımındaki ana tepe, yaklaşık 500 milyon yıl önce) hem de "sürekli mod" varsayımı (memeli yayılımının tabanına yakın bir tepe içeren ayrılma zamanlarının sürekli dağılımı) için kanıt sağlamaktadır (Şekil 19.17). Böylece memeli genomlarının büyük boyutlu yapısı, hem büyük bir ikilenme hem de birçok küçük ikilenme yoluyla üretilmiş olabilir.

Büyük ikilenmeler (paralog bölgeler) çoğunlukla yüzlerce gen içerir. Örneğin; kollagen (*COL*) genleri gibi birçok temel gen, insan 6. kromozomundaki ana doku uyuşması kompleksinin (MHC) patojen direnç genleri arasına dağılmış haldedir. Aynı düzendeki benzer gen takımları, 1., 9. ve 19. kromozomlarda da bulunmuştur (Şekil 19.18). Bazı temel genler için böyle paralog bölgelerin varlığı, bir nematot

Şekil 19.17 Tam genom ikilenmelerini göstermek için gen ikilenmesi olaylarının yaş dağılımının kullanımı. X ekseni, dizi farklarının çözümlemesine dayanan, insan genomundaki gen ikilenmelerinin öngörülen ayrılma zamanını gösterir. Y ekseni, her yaş gurubundaki gen kopyalarının sayısını gösterir. Şekil, I, II ve III olarak işaretlenmiş üç tepe gösterir. Tepe I, memelilerin yayılımı sırasında oluşmuş gen ikilenmelerine denk gelir ve memelilerdeki immünoglobulin ailesi gibi belirli büyük gen ailelerinden ibarettir. Tepe II, Omurgalı evriminin başlarında meydana gelmiş olan ikilenmelere denk gelir ve dokuya özel izoformlardan ve gelişimle ilgili diğer lokuslardan ibarettir. Tepe III ise, çok hücreli evriminin ilk başlarında meydana gelmiş olan ikilenmelerden oluşur. Çok hücreli evriminin bu anında, sinyal iletim yollarında da birtakım yeniliklerin ortaya çıkmış olduğu düşünülür. (Gu vd. 2002'ye göre).



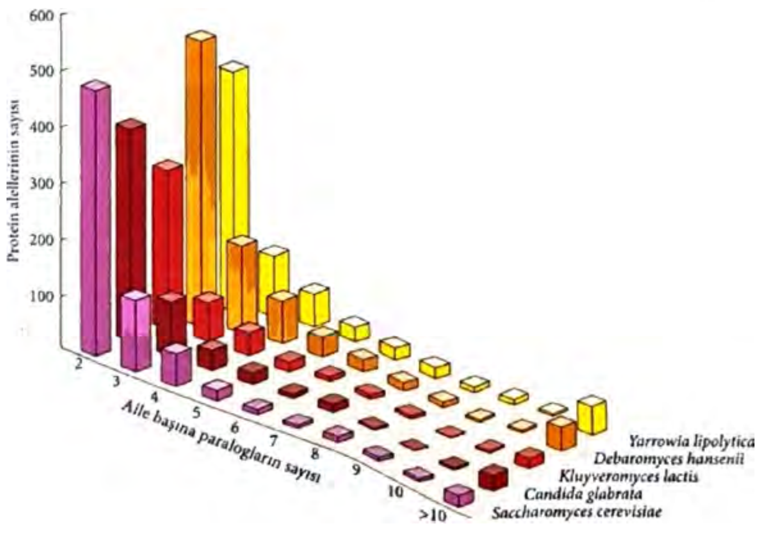
Kromozom kolu			
6p (MHC)	19p	1q	9q
RXRB	–	*RXRG*	*RXRA*
COL11A2	–	*COL11A1*	*COL5A1*
RING3	–	–	*RING3-like*
LMP2/LMP7	–	–	*PSMB7*
TAP1/TAP2	–	–	*ABC2*
NOTCH4 (INT3)	*NOTCH3*	*(NOTCH2)*	*NOTCH1*
PBX2	–	*PBX1*	*PBX3*
TNX	–	*TNR*	*HXB*
CYP21	*CYP2*	–	–
C4A/C4B	*C3*	–	*C5*
HSPA1	–	*(HSPA6/7)*	*GRP78*
HLA-A,-B,-C	–	*CD1*	–
–	*VAV1*	–	*VAV2*
–	*LMNB2*	*LMNA*	–
–	–	*SPTA*	*SPTAN1*
–	–	*ABL2*	*ABL1*

Paralog Notch genleri dört kromozomun hepsinde vardır ve PBX olarak bilinen bir gen ailesinin üst bölgesinde bulunur.

Şekil 19.18 Toplu ikilenme. Dört insan kromozomunda yer alan birtakım gen ailelerine ait paralog genler listelenmiştir. Bu paralogların çoğu, bu kromozomlar üzerinde bir diğerine göre, göreceli olarak, aynı konumda bulunurlar ki bu durum atasal bir gen topluluğunun tümünün ikilendiğini gösterir. (Kasahara 1997'ye göre.)

olan *C. elegans* gibi omurgasızlarda bile saptanmıştır. MHC'ler sadece çeneli omurgalılarda bulunur, fakat bunları içeren kromozom bölgesi çok eski bir kökene sahip olabilir.

Şekil 19.19'da gösterildiği gibi gen aileleri büyüklük bakımından çok farklıdırlar; iki üyeliden (hem maya hem de insan genomundaki en yaygın sayı; Dujon vd. 2004; Gu vd. 2002) 800 üyeliye kadar (örneğin; immunoglobulin üst ailesi) ya da 1000 üyeliye kadar (örneğin; insan ribozomal RNA genleri) olabilir. Gen ailelerinin büyüklüğü ile özel uyarlanmalar arasında genellikle bir uyum vardır. Örneğin; memeliler, her biri bir ya da birkaç koku kimyasalını bağlayan koku alıcı proteinlerini şifreleyen yüzlerce gene sahiptir.



Şekil 19.19 Beş maya türünün tam genomlarındaki paralog sayısının dağılımı. Bu dağılım, araştırılmış çoğu canlıda benzer bir şekle sahiptir; fakat bir farkla, paralogların en büyük boyutlu gurupları, insan gibi karmaşık ökaryotlarda, maya gibi daha basit ökaryotlardakinden, daha büyüktür. Bu türler arasındaki farklar, farklılaşmış gen çoğaltımının, çoğu kez değişik ortamlara uyumun bir sonucu olarak, farklı türlerde meydana gelebileceğini gösterir. (Dujon vd. 2004'e göre.)

Gen Ailelerinde Filogenetik ve Uyumsal Çeşitlenme

İkilenmiş genler birkaç olası yazgıya sahip olabilir. Bunlar, sonraki kısımda anlatılacak birkaç farklı yolla dizi ve (genellikle) işlev bakımından birbirinden ayrılabilir. Farklı bir seçenek olarak, bir kopya işlevsel kalabilirken diğeri işlevsiz bir sözdegen haline gelir. Bir lokusun çıkarılıp atılması da mümkündür. Böylece genler "doğum" ve "ölüme" uğrayabilir; bunun sonucunda bir gen ailesinin üyeliğinde bir değişme olur.

Gen dönüşümü

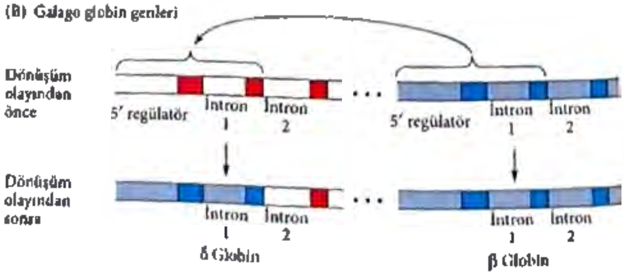
İkilenmiş genler, bir lokustaki dizi bilgisi tek yönlü olarak gen ailesinin diğer üyelerine taşındığında meydana gelen **gen dönüşümüne** de uğrayabilirler; böylece ailenin çoğu ya da tamamı esas olarak aynı diziyi kazanır. Gen dönüşümünün moleküler süreci çoğu canlıda iyi anlaşılmamıştır, fakat onun bir sonucu olan gen ailesinin **uyumlu evrimi (concerted evolution)** iyi bilinmektedir. Gen dönüşümü aynı gen ürününün çok lokustan üretilmesine neden olur; eğer ürün büyük miktarlarda gerekliyse bu uyarlanmaya katkı sağlayabilir. Ribozomların ana bileşeni olan ribozomal RNA buna bir örnektir ve büyük bir gen ailesi tarafından üretilir. Eğer farklı rRNA yazılım ürünleri farklı dizilere sahip olsaydı bu zarar verici olacaktı. Bu bölümde daha önce adı geçen deniz kulağı VERL'i, uyumlu evrimin diğer bir örneğidir.

Birçok hayvanın globin gen ailesinin uyumlu evrime ve sık gen dönüşümüne uğradığı bilinir; adı geçen işlemler bazen gen anlatım modelleri açısından gözlenebilen sonuçlar doğurur. Örneğin; birçok primatın δ-globin geninin anlatımı tipik olarak çok düşük bir seviyede olur, oysa β-globin geninin anlatımı oldukça yüksektir. Buna karşılık galago'larda (Madagaskar lemurlarıyla ilişkili, Afrika primatlarının filogenetik olarak alt dalında) δ-globin geninin anlatımı oldukça yüksektir. Bu modelin esasını anlamak için Morris Goodman'ın araştırma grubu (Tagle vd. 1991) bir galago'nun δ- ve β-globin genlerinin dizilimini çıkardı ve bunları hem birbirleriyle hem de insanlarda bu genler arasında gözlenen ayrılma modeliyle karşılaştırdı. İnsanların δ- ve β-globin genleri arasında şifreleyici bölgeler, genin üst kısmındaki düzenleyici bölgeler ve intron 1 oldukça farklıdır ama bu adı geçen bölgeler galago genleri için neredeyse özdeştir (Şekil 19.20). Galago δ- ve β-globin genleri arasındaki dizi farklılıkları dikkatlice incelendiğinde, genin ilk üçte birlik kısmını kapsayan değişim izinin β-'dan δ-globin genine taşınmış olduğu belirlendi. Araştırıcılar, bir moleküler saati intron 2'de gözlenen şifrelemeyen dizi farklılıkların sayısına uygulayarak, değişim işleminin, galagolar ve insanların ortak bir ataya sahip olmalarından çok sonra, yani 18-24 milyon yıl önce meydana geldiğini hesapladılar. Galago genlerinin 5' düzenleyici bölgelerinin özdeş olması, bu türde δ geninin yüksek anlatım düzeyini açıklamaktadır.

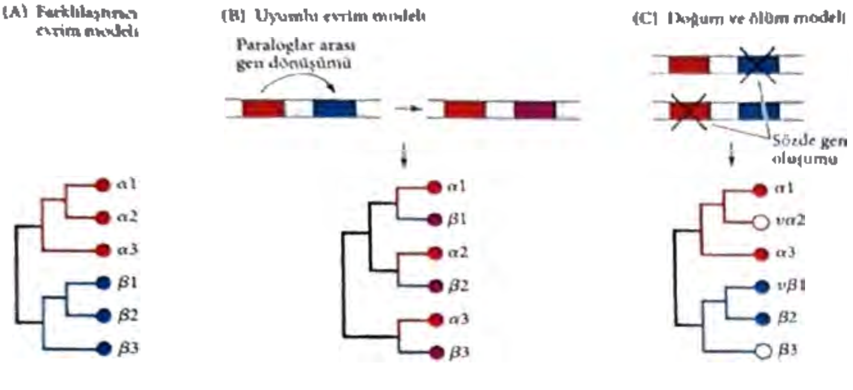
(A)

Globin çifti	Dizi farklılaşma yüzdesi			
İnsan δ - İnsan β	14.8	23.0	12.4	—
Galago δ - Galago β	0.8	5.0	0.0	18.0

(B) Galago globin genleri



Şekil 19.20 Primat globin gen ailesinde sınırlandırılmış gen dönüşümü ve uyumlu evrimin kanıtı. (A) İnsan ve bir galago'nun δ ve β globin genlerinin değişken bölgeleri arasındaki dizi farklılık yüzdesi. Galago genlerinin intron 1, kodlayan bölgeler ve 5' üst bölgesi arasındaki yüksek dizi benzerliğine dikkat edin. (B) Galago β geniyle, galago δ geninin üçte birinin dönüşümü. Sonuçta β geni diğer bir δ genine dönüşür. Gen dönüşümü öncesinde, genlerin üzerinde yer alan parantez işareti, dönüşüm işlemine katılan bölgeyi belirtir. Ekzonların renkleri ve intronları gösteren gri ve beyaz renkler çeşitli bölgelerin kökenini işaret eder. Galago δ geninin melez kökeni (sol alt) farklı renklerle gösterildi. (Tagle vd. 1991'e göre.)



Şekil 19.21 Gen ailelerindeki, gen dönüşümü, türleşme ve ikilenmelerin filogenetik sonuçları. Her şemada, her bir paralog, farklı bir renk ve Grek harfiyle gösterildi. Belirli bir paraloğun bulunduğu farklı türler, bir sayı ile gösterildi. Böylece α1, tür 1'deki α geninin kopyasıdır; β2 tür 2'deki β geninin kopyasıdır. (A) Farklılaştırıcı evrim modelinde gen ikilenmesi türleşmeden önce meydana gelir. Sonuç, farklı türlere ait paralogların ayrı guruplar oluşturduğu ve genlerin, türlerin paylaştığı gibi, aynı filogenetik ilişkileri paylaştığı bir ağaçtır. (B) Uyumlu evrim modelinde, paraloglar arası sık gen dönüşümü, aynı genomda mevcut olan ve çok yakın ilişkili genleri meydana getirir. Değişikliğe uğramış genler, şekil 19.20'de olduğu gibi, bazen genlerin sadece parçaları değiştirildiğinden, morla renklendirildi. Bu tip genler, bir filogenetik analizde, bir diğeriyle yakın halde kümeleşir ve daha çok türe özgü olan gen kümelerini meydana getirir. (C) Doğum ve ölüm modelinde, sözdegen oluşumu gen ikilenmesini dengeler ve sonuçta belirli bir genomdaki işlevsel genlerin sayısı dengeye ulaşır. Sözdegen oluşumu filogenide, sözdegenler (beyaz daireler) ve işlevsel genlerin (renkli daireler) oluşturduğu bir mozayiğe neden olur.

Gen ikilenmesini izleyen filogenetik modeller

İkilenme ya da daha fazla türün ortak atasında meydana geldiğinde ikilenmiş genlerin farklı yazgıları, değişik filogenetik modellere neden olur (Ota ve Nei 1994).

1. Gen ikilenmesi türleşmeden önce meydana geldiğinde ve kopyalar hem tür içinde hem de türler arasında dizi bakımından ayrıldığında, ortaya çıkan filogenetik ağaçtaki ana kümeler farklı paraloglara karşılık gelecektir. Örnek olarak alınan türlerin filogenetik ilişkileri her bir paraloga yansıtılacaktır (Şekil 19.21A).
2. Eğer lokuslar uyumlu evrime uğramışlarsa, herhangi bir atasal türde oluşmuş paylaşılan türemiş özellik mutasyonları, o atadan türeyen bütün türlerdeki tüm paraloglar tarafından paylaşılacaktır. Bu yüzden, bu dizilere dayalı bir ağaç, türün filogenisini gösterecektir ve paraloglar her bir tür içinde kümelenecektir (Şekil 19.21B).
3. Eğer bazı paraloglar bir ya da daha fazla türde kaybolursa, ya da onların dizisi paralog olarak tanınamayacak kadar ayrıldığı için tanımlanamamışsa filogenetik ağaç işlevsel ve işlevsiz genlerin karışımını gösterebilir (Şekil 19.21C).

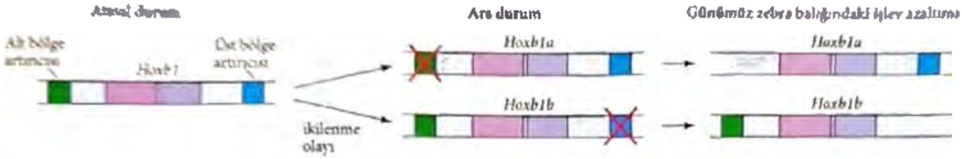
Yakın geçmişte ikilenmiş lokusların seçici yazgıları

Paralog genler ilk başta gerekenden fazladır: İkilenme meydana geldiğinde bir genin iki özdeş kopyası aniden bir genom içinde var olur. Bu olgu, iki modele göre meydana gelebilen işlevsel çeşitlenme olasılığını başlatır.

YENİ İŞLEV KAZANMA. Klasik **yeni işlev kazanma** modelini ilk kez Susumo Ohno (1970) dile getirdi; bu modelde ikilenen genlerden birisi özgün işlevini devam ettirirken, diğeri bazı yeni mutasyonların sabitlenmesi nedeniyle yeni bir işlev kazanır. Bu sürecin kanıtı, yakın zamanlarda meydana gelmiş kopyalardan sadece birinde oluşan benzer olmayan yer değiştirmelerin hızlı birikimidir. Şayet yararlı yeni mutasyonlar, zararlı mutasyonların yerleşmesi nedeniyle kopyalardan birinin işlev kaybedip sözde bir gen haline dönüşmesinden önce oluşursa, yeni işlev kazanma meydana gelecektir.

Primatların ribonükleaz gen ailesindeki iki gen—eozinofil katyonik protein (*ECP*) ve eozinofil türevli nörotoksin (*EDN*)—bu işleme birer örnektir. Zhang vd. (1998) *ECP* geninin, *EDN* geninden ikilendikten sonra çok sayıda benzer olmayan yer değiştirmelere maruz kaldığını buldular. Bundan başka, *ECP*, *EDN*'de bulunmayan bir anti-patojen işleve sahiptir; bu durum, bu işlevsel çeşitliliğin ikilenmeden sonra amino asit yer değiştirmelerinin hızlı birikimiyle kazanıldığını göstermektedir.

YAN İŞLEV KAZANIMI. Force vd. (1999) uyumsal ayrılmanın diğer bir tipi olan **yan işlev kazanımını** önerdiler; bu modele göre her bir gen kopyası ilk başta atasal tek



Şekil 19.22 *Hox* genleri ile gösterildiği gibi, yan işlev kazanımının (ikilenme-yozlaşma-tamamlama) DDC modeli. Atasal bir omurgalıda, *Hoxb1* geni ikili bir işleve sahipti ve genin alt ve üst kısımlarında bulunan artırıcı bölgelerle düzenlenirdi. Bir ara türde bu gen, bir ikilenme işlemine uğradı ve daha sonra meydana gelen iki yeni paralogda bu işlevlerden biri kayboldu ve anlatım modeli değişti (merkez). Bu kayıp, sırasıyla ya mavi ya da yeşil artırıcının üzeri çarpı işaretiyle çizilerek belirtilmiştir. Kopyalanmış genlerin son halleri (sağda), her biri tek bir işleve sahip iki paralogdan ibarettir ve bu yan işlev kazanma olarak bilinen bir işlemdir. (Prince ve Pickett 2002'ye göre.)

kopya gen tarafından yerine getirilen bir grup işlev için özelleşmiştir. DDC (İkilenme-yozlaşma-tamamlanma) modeli olarak da adlandırılan bu model, atasal genin iki ya da daha fazla işlevi olduğunu ve farklı bir işlevi indirgeyen ya da yok eden tamamlayıcı mutasyonların her bir paralogda yerleştiğini var sayar. Bu yüzden paraloglar artık gereksiz olmayacağından, her ikisi de doğal seçilim tarafından korunur ve daha sonra işlevsel özelleşmeye ve evrimsel değişikliğe uğrayabilir. DDC modeli, ikilenmiş lokusların her ikisinin de atasal genle karşılaştırıldığında dizi ve işlev değişikliklerine uğrayacağının beklendiği klasik modelden farklıdır. Bu model ayrıca ikilenme yoluyla oluşan gen kopyalarının daha yüksek bir hızda alıkonacağını öngörür. Poliploit bitkilerde oluşan gen kopyalarının yüzde 15'den fazlası işlevsel olarak alıkonma eğilimindedir; bu, klasik model tarafından öngörülenden çok daha yüksek bir hızdır (Prince ve Pickett 2002).

Diğer omurgalılarda (fare gibi) tek bulunan *Hoxb1* geni zebra balığında *Hoxb1a* ve *Hoxb1b* geni şeklinde ikilenmiştir. Fare *Hoxb1* geninin anlatımı arka beynin gelişimi sırasında sürekli olarak yapılırken, zebra balığı *Hoxb1a* ve *Hoxb1b* genlerinin anlatımı ardışık olarak yapılır; döllenmeden yaklaşık 10 saat sonra *Hoxb1a* geninin anlatımı biter ve bu noktada *Hoxb1b* geninin anlatımı başlar (Prince 2002; Prince ve Pickett 2002). *Hoxb1a* ve *b* genlerinin her biri, genin alt ve üst bölgesindeki tek düzenleyici dizilerini kaybetmiştir, oysa bunların her ikisi de fare *Hoxb1* geninde mevcuttur ve işlevseldir. Zebra balığı genlerinin tamamlayıcı anlatım profilleri ve tamamlayıcı yozlaştırıcı mutasyonları yan işlev kazanımına örnek olarak verilir (Şekil 19.22).

Gen ikilenmesinin hızı

Geniş gen ailelerindeki büyük çeşitlilik gen ikilenmesinin yaygın ve her yerde var olan bir süreç olduğunu gösterir. Son yıllarda Michael Lynch vd. (2002) *C. elegans*, insan ve yakın zamanlarda DNA dizisi belirlenmiş diğer genomlarda, gen ikilenme hızının yaklaşık 0.01 kopyalanma/gen/milyon yıl—daha önce düşünülenden çok daha yüksek—olduğunu hesapladılar. Oysa, Gao ve Innan (2004) maya da ikilenmiş paraloglar arasında beklenmedik yüksek bir hızda gen dönüşümü buldular. Bu değişim olayları paralogları görünüşte dizi bakımından çok daha benzer hale getirmiştir, bu nedenle paraloglar, Lynch vd.'nin ilk başta düşündüğünden çok daha yenidirler ve mayada toplam gen ikilenme hızının çok daha düşük olduğunu ortaya koyar.

Bu yeni bulgular göz önüne alınmasa ve yeni ikilenmelerin büyük çoğunluğu yozlaşsa ve işlevsel genoma bir katkıda bulunmasa da; ikilenmiş genlerin uyumsal çeşitliliği, açıkça hem ökaryotik hem de mikrobiyal genomlardaki işlevsel gen çeşitlenmesinin temel tiplerinden biridir ve moleküler düzeydeki uyumsal çeşitlenmenin kilit taşlarındandır. Gen ikilenmesinin araştırılması karşılaştırmalı genombilimin hızlı ilerlediğini ve bizim genom evrimiyle ilgili bakış açımızı geliştirmek için ne kadar çok veri ve sonuca gerek olduğunu göstermektedir.

Özet

1. Gelişmekte olan genombilim alanında kullanılan yeni teknolojiler biyologların, genomu, şimdiye kadar benzeri görülmemiş boyutlarda araştırmasına imkan verir. Binlerce genin yapısı ve birçok dizi analizi tamamlanmış genomun tüm içeriği, ata ve evrim modellerini araştırmak üzere birbirleriyle karşılaştırılabilir. Mikrodizilim teknolojisi, canlının yaşam ortamı ya da fizyolojik durumu bozulduğunda, binlerce genin anlatım durumunu eşzamanlı olarak araştırmak için bir araçtır.
2. 1960'larda Motoo Kimura tarafından geliştirilen, moleküler evrimin nötral kuramı, gen evrimini anlamak için gereken temel yaklaşımı sağlar. Bunun aksine, tüm canlı form-

larında görülen genomik yapı ve büyüklüklerindeki çeşitliliği açılayabilen ayrıntılı bir "genomlar kuramı", henüz şimdilerde ortaya konmakta olup, büyük oranda daha eski toplum genetiği ilkelerine dayanır.

3. Protein şifreleyen genlerin her bir bölgesindeki eş anlamlı olmayan değişiklik sayısının, eş anlamlı değişiklik sayısına oranı, uyumsal evrimin boyutu hakkında kanıt sağlar. Genellikle, arıtıcı seçilimi gösteren, 1'den daha küçük oranlar (ω) bulunur, fakat moleküler düzeyde (yakın geçmişte gerçekleşen olumlu seçilimi gösteren 1'den daha büyük oranlar) birçok uyumsal evrim olayı da gösterilmiştir.
4. İntronlar çoğu ökaryotların genlerinde yaygın olarak bulunur. Onların, organel genomlarından köken alan birçok genin çekirdek kopyalarında bulunması ve filogenetik olarak aşağı düzeyde yer alan bazı ökaryotlarda bulunmaması, çoğu gen için intronların evrimin daha geç bir zamanında ortaya çıkmış olduklarını gösterir.
5. Genom büyüklüğü, tüm canlı formları arasında bir çok ondalık basamağı kadar değişir. "C değeri çelişkisi" ökaryotlarda genom büyüklüğü ve canlı karmaşıklığı arasındaki karşıtlığı ifade eder. Bu çelişki, genomların şifreleyen kısmının canlı karmaşıklığıyla artabildiği, buna karşılık, çok yinelenen DNA, hareketli kalıtsal öğeler ve "bencil DNA"nın farklı tiplerinden meydana gelen şifrelemeyen kısmın, toplum büyüklüğü gibi, karmaşıklıktan daha farklı özelliklerle değiştiğine dikkat ederek açıklanabilmiştir.
6. Yeni genler genomlarda çeşitli mekanizmalarla oluşurlar. Bir gen, tamamen bağıntısız genomlar arasında, muhtemelen virüsler ya da diğer genomik vektörlerle iletildiğinde, yatay gen aktarımı meydana gelmiş olur. Yeni genler, protein bölgelerinin ekzon karılması yoluyla, daha önce mevcut genlerden de meydana gelebilir. Bu tip karılma yeni işlevlere sahip kimerik genler yaratabilir.
7. Genler retrotranspozisyonla da oluşabilir. Böyle yer değiştirmiş olan genler sık sık yeni ekzonları ve üst ve alt düzenleyici bölgeleri yapılarına katarlar, böylece ata genden daha farklı anlatım kalıpları ve işlevler kazanırlar. Retrotranspozisyon sözdegenlerin oluşumunu da sağlayabilir.
8. Genler, ayrı ayrı ya da geniş kromozomal bölgelerin parçaları olarak ve bazen de tüm genom ikilenmelerinin parçası olarak çoğaltılabilirler. Gen ikilenmesi ökaryotik ve prokaryotik genomlarda sık görülür ve farklı işlevlere sahip yeni genlerin üretilmesine olanak sağlar. Gen ikilenmesi, genomlardaki kodlayan bölge çeşitliliğinin en karmaşık anlatımı olan gen ailelerinin büyümesindeki temel yoldur.
9. Ortolog genler soy yoluyla benzeşik genlerdir; bu genler, sadece kendilerini taşıyan canlılar arasındaki, türleşme ve ayrılma işlemlerinin sonucu olarak, ortak bir ata genden ayrılmıştır. Bunun aksine, paralog genlerin benzeşikliği, gen ikilenmesinin bir sonucu olarak ortaya çıkar.
10. İkilenmiş genler bazen uyumlu evrime uğrar: bu işlemde, bir genin DNA dizilerinin tümü ya da bir kısmı, gen ailesinin diğer üyelerine tekyönlü olarak iletilir. Gen ikilenmesi gibi, uyumlu evrim de, gen ailelerindeki genlerin filogenetik ilişkileri için önemli sonuçlar doğurur. Uyumlu evrim farklı türlere ait ortolog ve paralogların filogenetik çözümlenmesinden anlaşılabilir.
11. Yeni işlevlendirme, yeni ikilenmiş bir genin kendi atasal genine göre yeni bir işlev kazandığı süreçtir. Buna karşılık işlev azaltımında, yeni gen kopyaları atasal genin sahip olduğu birkaç işlevden birini ortadan kaldıran tamamlayıcı yozlaştırıcı mutasyonlara uğrar. Böylece her iki kopya, atasal genin işlevlerinden birini yapısında tutar ve bu kopyalar korunur. Yan işlev kazanmanın, yeni oluşmuş gen kopyaları arasında yaygın olduğu düşünülmektedir.

Terimler ve Kavramlar

"bencil DNA"
arıtıcı seçilim
ayrımlı gen anlatımı
bölge
bölge eklenmesi
C-değeri çelişkisi
ekzon karılması
gen ailesi
gen dönüşümü
gen ikilenmesi
işlenmiş sözdegen
işlev kazanımı
kimerik genuyumlu evrim
olumlu seçilim
ortoloji
paraloji
yan işlev kazanma
yatay gen aktarımı
yeni işlevlendirme

İleri Okuma Önerileri

D. Graur ve W.-H. Li tarafından yazılan Moleküler Evrimin Temelleri (Sinauer Associates, Sunderland, MA 2000), dizi evriminin bir çok boyutunu başlangıç düzeyinde ele alan, mutlaka okunması gereken bir kitaptır. Bu konuların çoğu A. L. Hughes'ın Gen ve Genomların Uyumsal Evrimi kitabında ayrıntısıyla işlenmiştir (Oxford University Pres, Oxford 2000). G. Gibson ve S.V. Muse'ın Genom Biliminin Okuma Kitabı, bu önemli ve yeni alanın vaat ettiklerine ve tekniklerine bir giriş yapılmasını sağlar.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Hangi hipotezler, bir gendeki eş anlamlı mutasyonların varolan genlerin yerini alış hızları bakımından yakın soy hatları arasında görülen farklılıkları açıklayabilir? Eş anlamlı olmayan mutasyonların diğer genlerin yerini almalarını? Her bir durumda, hangi veriler varsayımları ayırt etmenize olanak verecektir?
2. Ökaryotik, bakteriyal ve viral genomlar arasındaki temel farklar nelerdir? Türler arasındaki hangi demografik farklılıklar, dizi çözümlemesi tamamlanmış genomlar düzeyinde gözlemlediğimiz farklılıkların bir kısmını açıklayabilir?
3. Genombilim verileri, yansız alelci /seçilimci tartışmasını yönlendirmek için nasıl kullanılabilir? Özellikle, bu tip veriler, (a) tür içindeki genetik çeşitliliğin ve (b) türler arası dizi farklarının nedenleri olarak, seçilim ve kalıtsal sürüklenmenin göreceli rollerini nasıl belirleyebilir?
4. Bir soy hattında yerleşmiş özel bir uyumsal değişimin, bir hareketli kalıtsal öğe sokulmasıyla oluşup oluşmadığını nasıl söylersiniz?
5. Hangi etmenler, bir genomdaki çok yinelenmiş DNA miktarını belirleyebilir? Varsayımlarınızı nasıl sınarsınız?
6. "Şifre sözcüğü yanlılığı" belirli şifrelerin filogenetik soy hatlarında aynı amino asidi şifreleyen diğer (eş anlamlı) şifre sözcüklerinden daha fazla yer alışını ifade eden bir olgudur. Şifre sözcüğü yanlılığının nedeni ne olabilir?
7. İşlevsel olarak farklı genlerin, gen ikilenmesi sonrası nasıl evrimleşebileceğiyle ilgili farklı hipotezleri ayırt edin. Hangi veriler bu hipotezler arasında bir ayrım yaptırabilir?
8. Hangi etmenler ikilenmiş genlerin, işlevsel ayrıma mı, uyumlu evrime mi uğrayacağını; yoksa sözdegenlere mi yozlaşacağını belirleyebilir?
9. Evrime inanmayan birileriyle evrim kanıtları üzerine tartıştığınızı düşünün. Farklı soy hatlarının (örneğin, insan ve şempanze) ortak bir atadan evrimleşmiş olduğuna kanıt sağlayan üç tip moleküler bulguyu tanımlayınız.

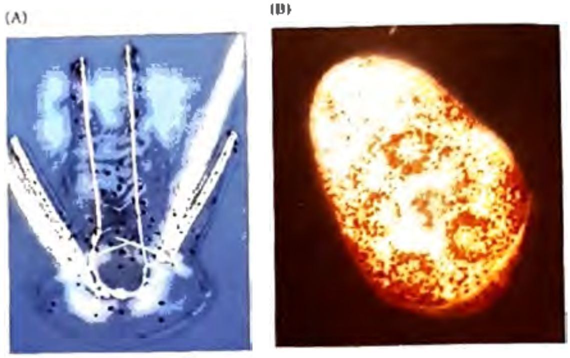
20

Evrim ve Gelişme



Gelişim sırasında gen anlatımı morfolojiyi şekillendirir. Jartiyer yılanı (*Thamnophis*) döletleri (embriyo) bacak geliştirmezler. Yılan gelişimi sırasında gen anlatımı tetrapod bacak oluşumunu engelleyerek, döletin hemen bütün omurlarını, kaburga taşıyacak biçime dönüştürür. (Fotoğraf, Anne C. Burke izniyle.)

Çok hücreli canlılarda gördüğümüz büyük morfolojik karmaşıklık ve farklılık, doğal seçilimle ortaya çıkan gelişim aşamaları sonucudur. Peki, ama bu gelişim aşamaları nasıl evrimleşti? Hayvanlardaki doğrudan gelişim bu soruyla ilgili önemli konuları tanımlamaktadır. Doğrudan gelişim, embriyolar larval dönemlerden (dolaylı gelişim) geçmeden doğrudan erişkin formlara ulaştıklarında olur. Gelişim evrimindeki bu çarpıcı farklılık, pek çok hayvan soy hatlarında (denizkestaneleri, ascidianlar, kurbağalar ve semenderler) birbirinden bağımsız olarak evrimleşti (Şekil 20.1). Gelişim sırasındaki genetik mekanizmalar ve yaşam öyküsünde bu kadar kökten ve bazen hızlı değişikliklere yol açan evrimsel güçler, biyologları son yüzyıldır büyülemekte. Dölet oluşumu (Embriyogenez) ve larval morfogenezin karşılaştırılması, özellikle deniz omurgasızlarında, hem klasik gelişim biyolojisi hem de modern evrimsel gelişim biyolojisinde belli başlı konulardır.



Şekil 20.1 Doğrudan ve dolaylı gelişim. (A) *Heliocidaris tuberculata* denizkestanesine ait pluteus larvasının dolaylı gelişimi. (B) Aynı cinsten *H. erythrogramma*'ya ait beslenmeyen dolaylı gelişim larvası. *H. erythrogramma*'nın atasal larval dönemi kaybolmuştur. Döletler erişkin morfogenez için gerekli programları arada pluteus dönemi olmaksızın başlatırlar. *H. erythrogramma* larvasında pluteusa ait karmaşık morfolojik özelliklerin hiç biri yoktur, ama bu iki tür birbirine o kadar yakındır ki, laboratuarda melezleştirilebilirler (Fotoğraflar, R.Raff'ın izniyle)

Bu örnekler birkaç soruyu gündeme getirir: bu kadar yeni bir evrimsel yola ne gibi seçilim baskıları yol açabilir? Erken gelişmeye ait bu derin değişiklik nasıl birden daha fazla kez ortaya çıkabilir? Ve belki de en ilginci, bu evrimsel değişikliklerde hangi genetik ve gelişim aşamaları rol almaktadır? Hızlı gelişimin seçilimi büyük olasılıkla doğrudan gelişimin evrimini hızlandırmıştır. Bu alternatif gelişim yollarından sorumlu olan bazı genler gün ışığına çıkmaya başlamakla beraber, gelişim mekanizmaları hala gizemini korumaktadır. (Ve de belki daha önemlisi neden bu mekanizmaların bazıları kimi canlılarda diğerlerine göre daha esnektir?)

Evrimsel gelişim biyolojisi ya da EGB (genellikle evolution ve development kelimelerinin kısaltılması olarak "evo-devo") gelişimin hangi mekanizmalarla evrimleştiğini araştırır. Bunu hem, gelişim aşamalarını (örneğin, bazı taksonlarda yeni morfolojilerin oluşabilmesi için gerekli olan yeni hücre ya da doku etkileşimleri) hem de evrim aşamalarını (örneğin, bu yeni morfolojilerin evrimini hangi seçici baskılar sağladı?) inceleyerek araştırır. Evrimsel gelişim biyologlarını ilgilendiren iki önemli soru ya da konu şunlardır: Birincisi, *gelişimsel evrim yerküredeki hayatın tarihi açısından ne rol oynamıştır?* Ve ikincisi, *fenotipleri oluşturan gelişim yolları çeşitliliğe eğilim mi yaratır yoksa evrimsel değişikliklerin önünü mü kapatır?* Doğal seçilim, gelişimin yarattığı fenotipler üzerinde etkilidir ama sonuç olarak bizim anlamak istediğimiz; gelişimin ortaya çıkardığı fenotiplerin nasıl evrimsel potansiyelleri ve yolları etkilediğidir.

Hox Genleri ve Modern EGB'nin Doğuşu

Geoffray Saint-Hilaire (1772–1844), Karl Ernst von Baer (1792–1876) zamanındaki biyologlar ve Darwin, türler arasındaki benzerlik ve farklılık örneklerinden etkilenmişlerdi. Ancak çok yakın bir zamana kadar, evrimsel biyoloji ve gelişim biyolojisi alanları birbirlerinden bağımsız olarak farklı yollarda, farklı araştırma konularında ve yöntemlerle ilerlediler (Gould 1977; Depew ve Weber 1994; Wilkins 2002). Buna rağmen son 30 yılda, morfogenezin genetik mekanizmaları hakkında filizlenen bilgiler ve bu verilere ulaşmak için geliştirilen genetik teknikler, pek çok evrim araştırmalarıyla birleşerek, EGB olarak bilinen disiplinler arası alanı ortaya koydu.

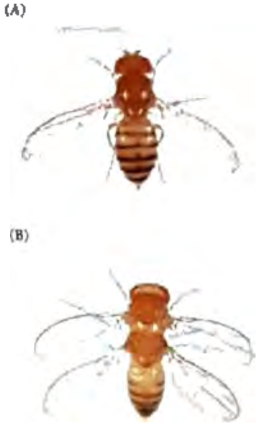
1970 ve 80'lerde, hayvanlarda **homeobox genlerinin** keşfi ve karakterizasyonu, modern EGB'in doğuşuna işaret eder (Wilkins 2002). *Hox* genleri, homeobox genleri arasında (Bölüm 8'de de gördüğümüz gibi, çok özel vücut planlarının şekillerini kontrol eder) iyi bilinen seçilim genlerindendir. Hox genleri, tüm metazoonlardaki anterior-posterior vücut eksenindeki parçaların kimliğini kontrol eder.

Hox gen mutasyonları genellikle bir tür bölütün diğerine dönüşümüyle sonuçlanır. Örneğin, *Drosophila melanogaster*'de *Ultrabithorax* (*Ubx*) geninde mutasyon, normal olarak halterleri (dört kanatlı sineklerdeki arka kanadın *Drosophila* homologu) barındıran üçüncü toraks bölütünü (T3), kanatların olduğu ikinci bölüte (T2)

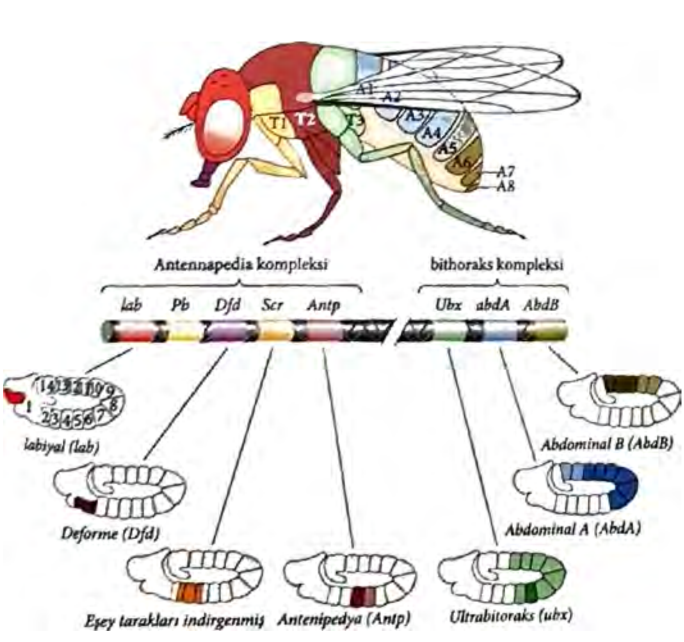
dönüşmüştür. (Şekil 20.2). Diğer bir Hox geni *Antennapedia*'da olan mutasyon, Antp proteinin yanlış anlatımına yola açarak normalde oluşması gereken anten yerine bacak oluşumuna yol açar (bkz. Şekil 8.14). Normalde Antp sadece ikinci toraks bölütünde (T2) anlatım gösterir ve T2'ye has bacak gibi vücut özelliklerinin gelişimini kontrol eder.

Drosophila'da, Hox genleri iki gen kompleksli (kümesi) şeklinde kromozom 3 üzerinde bulunurlar. Bunlar Antennapedia ve bithorax gen kompleksleridir. Bithorax gen kompleksindeki öncü genetik çalışmalar E.B.Lewis tarafından, 1940'larda ve 1970'lerde ve Antennapedia kompleksi için de 1970'lerde ve 1980'lerde Thomas Kaufman vd. tarafından yapılmıştı. Bu araştırmacılar, söz konusu iki kompleksteki genlerin sırasının, anterior-posterior bölütlerin kimliğini kontrol ettiklerini göstermiştir, (Şekil 20.3). Ayrıca bu araştırmacılar, sekiz *Drosophila* Hox geninin aynı gen ailesine ait olduklarını ve ürettikleri proteinlerde DNA'ya bağlanabilen benzer bir amino asit dizisi (protein düzeyinde **homeodomain**, DNA düzeyinde **homeobox**) bulunduğunu keşfettiler. Bu buluş, 1960'larda Lewis'in ortaya attığı Hox genlerinin diğer genlerin yazılımını kontrol ettiği fikrini destekledi. Diğer araştırmacılar, diğer bütün hayvan filumlarında da *Hox* genleri olduğunu bulduklarında oldukça şaşırmışlardı. Bu genlerin *Drosophila*'daki homolog benzerleri gibi homeodomain dizileri vardı ve *Drosophila*'daki genlerle aynı şekilde sıralanmış ve yönlenmişlerdi (çoğu hayvanda bu genlerin tek bir kompleks oluşturması dışında). Memelilerde değişik genomik bölgelerde dört tane *Hox* gen kompleksi (*Hoxa, Hoxb, Hoxc ve Hoxd*), 13 farklı *Hox* geni vardır (*Drosophila*'da sadece 8 tane vardır). Ancak, her kompleks içinde 13 genin hepsi yoktur (bkz. Şekil 20.5).

Hox proteinleri ya da mRNA'ları (bkz. Kutu A) boyandığında anterior-posterior gen anlatımının mutant fenotiple ilintili olduğunu gösterilmiştir. Örneğin, Ubx, T3 bölütünde anlatım gösterir (aynı zamanda anterior karın bölgesinde). *Ubx*'in bu bölgedeki anlatımının normal bölüt oluşumunda gerekli olduğu çok uzun zamandır biliniyordu (bkz. Şekil 20.3).



Şekil 20.2 Homeotik mutasyonların etkileri. (A) Yabanıl tip *Drosophila melanogaster*'de "halter" adı verilen bir çift ufak kanat benzeri yapı. (B) Bu mutant sinek, *Ultrabithorax* (*Ubx*) geninin düzenleyici bölgelerinde deneysel olarak bir kaç mutasyonun birleşimi sonucu oluşturulmuştur. Üçüncü toraks bölgesi, başka bir ikinci toraks bölgesine dönüştürülmüştür. Sonuç olarak bireyin kanat yerine haltereleri vardır. (Fotoğraf E. B. Lewis izniyle).



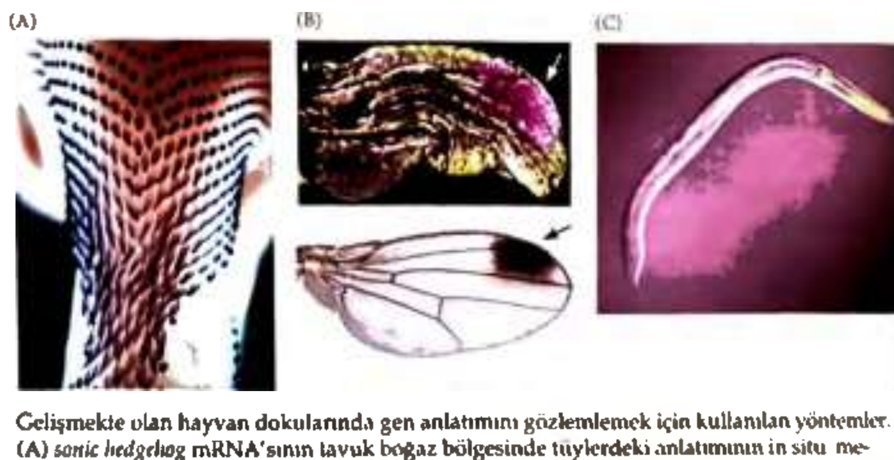
Şekil 20.3 *Drosophila*'da *Hox* gen anlatımı. Ortada, Antennapedia ve bithorax komplekslerindeki genlerin haritası. İşlevel domenler renkli olarak gösterilmektedir. *Drosophila* döleti blastoderminde Hox geni anlatımı gösteren bölgeler (aşağıda) ve bu bölgelerden oluşan erişkin sinekteki bölütler (yukarıda). Koyu gölgeli bölgeler gen anlatımının en çok olduğu bölgeleri göstermektedir (yani en çok proteini üreten bölgelerdir) (Dessain vd. 1992 ve Kaufman vd. 1990).

KUTU 20A Gelişim Sırasında Gen ve Protein Anlatımının Tanımlanması

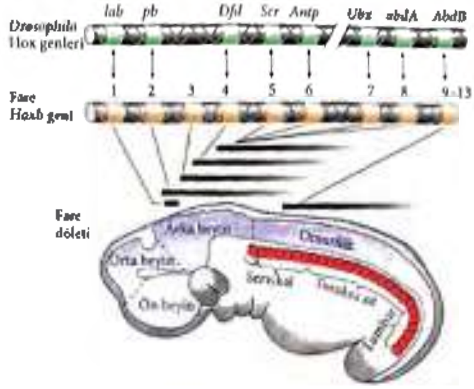
Gelişim genetiği ve evrimsel gelişim biyolojisinde belki de en çok aranan veri çeşidi gelişim sırasında spesifik genlerin anlatım örüntüleri ve ürettikleri proteinlerdir. Bu UZAY ve ZAMAN boyutlarında (SPATIO-TEMPORAL) olan yani uzamsal bileşeni (belli hücre, doku, bölüt ya da yapı ile ilgili) ve zamansal bileşeni (özel bir gelişim aşaması ile ilgili) olan anlatımlardır. Gen anlatım örüntüleri farklı araçlar gerektirdiklerinden günümüzde sadece belli bazı türler için kullanılabilen üç yöntemle gözlemlenebilir.

IN SITU HIBRIDIZASYON (yerinde, doğal ya da orijinal konumunda DNA melezlemesi) için dokular ya da tüm örnekler, RNA moleküllerini hücre içinde korumaya yönelik bir kimyasal işleme tabi tutulur. Daha sonra ilgilenilen gene özgü, belli bazı türler için, tek zincirli RNA ya da DNA "belirteci" uygulanır. Belirteç, baz bağlanması ile hedef mRNA'ya bağlanır. Belirlemek için, belirteç ya kimyasal yolla modifiye edilerek boyanabilir ya da radyoizotopla işaretlenip otoradyografi ile belgelenebilir (Şekil A). Alternatif olarak, farklı gelişim dönemlerine ait örneklerden ya da dokulardan özütlenen mRNA, elektroforetik bir jelde ayrı ayrı şeritlerde yürütülür. Daha sonra eldeki RNA, bir zar üzerine aktarılır edilir. Zar daha önce bahsedilen şekilde işaretlenmiş ya da değiştirilmiş belirteç ile işlem görür. Bu işleme "Northern blot" (Northern aktarma) tekniği adı verilir. Gen anlatım örüntüsü protein düzeyinde de antikorlarla analiz edilebilir (mRNA ve protein anlatım örüntüleri, çevirim düzeyinde düzenlenme yüzünden aynı olmayabilir). Antikorlar, ilgilenilen proteinin (antijen) bir memeliye (örneğin sıçan) verilmesiyle üretilir. Hayvanlar, proteine bağlanabilen antikorları (immunoglobülin molekülleri) üretirler. Bu "birincil antikorlar", içinde antijen olan resin, kolondan hayvanın serumu geçirilerek ve daha sonra antikorların ayrıştırılması ile yoğun olarak olarak elde edilir. Dokular ya da döletler, in situ boyama tekniğindeki gibi hazırlanarak, birincil antikor ile inkübe edilir. Daha sonra bu birincil antikora bağlanabilen ikincil antikor (immunoglobülin) eklenir. İkincil antikorlar, enzim tepkimesi sonucu renkli ya da floresan bir ürün yaratacak şekilde değiştirilmiştir (Şekil B). Sabitlenmiş dokunun boyanmasına alternatif olarak, farklı dokulardan ve gelişim aşamalarındaki hücrelerden özütlenen proteinler, elektroforetik jel üzerinde farklı şeritlerde yürütülür. Jeldeki proteinler daha sonra bir zara aktarılır, zar daha sonra yukarda bahsedildiği gibi birincil ve ikincil antikorlarla inkübe edilir. Bu işleme "Western blot tekniği" denir.

Üçüncü bir yöntem ise, olası *cis*-regülatör DNA dizilerinin GÖSTERGE YAPILARLA yazılım örüntülerinin hücre kültüründe ya da genetik olarak değiştirilmiş hayvanlarda (transgenik) çalışılmasıdır. Gösterge yapılar ilgilenilen bölgeye ait düzenleyici DNA ve protein anlatımı kolaylıkla mikroskop altında gözlemlenebilen bir "gösterge gen"denden oluşur. Örneğin β-galaktosidaz bakteri enzimi özel bir tür şekeri mavi renkli bir ürüne dönüştürür. Bir diğer örnek denizanasından izole edilen, belli bir dalga boyu ışık karşısında parlak yeşil ışık veren GFP proteinidir. Gösterge yapılar gen aktarımı gerektirdiğinden, ancak çok iyi çalışılmış model canlılarda (*Drosophila*, *Caenorhabditis elegans*, *Arabidopsis* ve fare) kullanılabilir. Şekil C'de nematode *Caenorhabditis briggsae* yutağında, *Myo*-2 genine ait *cis*-düzenleyici DNA'ya bağlanmış GFP gösterge yapının anlatımı görülmektedir.



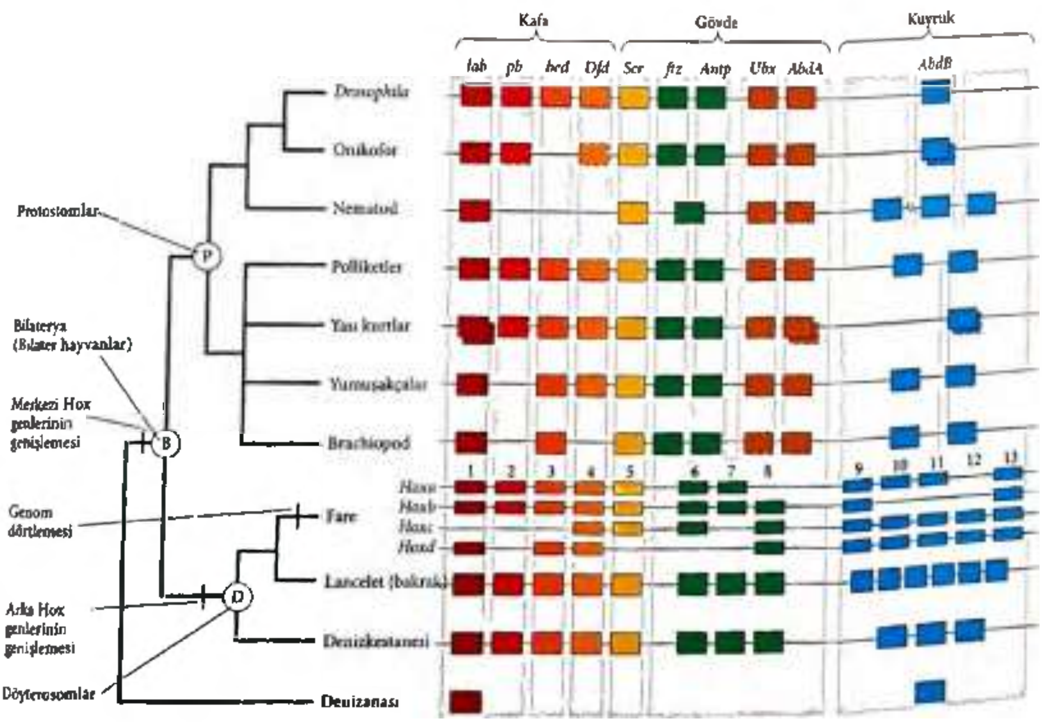
Gelişmekte olan hayvan dokularında gen anlatımını gözlemlemek için kullanılan yöntemler. (A) *sonic hedgehog* mRNA'sının tavuk boğaz bölgesinde tüylerdeki anlatımının in situ melezleme ile gösterilmesi. (B) Erkek *Drosophila biarmipes* pupal kanadında Yellow (yeşil renkte) ve Ebony (pembe renkte) proteinlerinin floresan antikor ile boyanması. *Ebony* geni, gelişmiş kanattaki pigmentli bölgede anlatım gösteriyor (aşağıda). (C) Myo-2 genine ait *cis*-düzenlenme bölgesini içeren GFP (yeşil florosan protein) transgenik yapı ve nematode *Caenorhabditis briggsae* yutağında anlatımı (parlak yeşil renkli). (A, Matthew Harris'e ait fotoğraf. B, John True'ya ait fotoğraflar. C, Eric Haag'a ait fotoğraf Takao Inoue ve Eric Haag izniyle.)



Şekil 20.4 Hox genlerinin omurgalı arka beyninde bölüte özgü örüntülendirme işlevleri. Bu şematik gösterimde, fare döletinde arka beyindeki bölümler gösterilmektedir. Yatay çubuklar, *Hoxb* geninin fare arka beyin ve omuriliğindeki anlatım örüntüsünü, daha koyu renkler ise gen anlatımının daha fazla olduğu bölgeleri göstermektedir. Çift başlı oklar, *Hoxb* kümesindeki genleri, *Drosophila*'daki benzeşik *Hox* genleri ile birleştirmektedir (McGinnis ve Krumlauf 1992).

Omurgalı Hox genlerin anlatım örüntüsü daha karışık olmasına rağmen, genellikle yine özel anterior-posterior örüntü biçiminde anlatım gösterir (Şekil 20.4).

Metazoan filogenetik ağaçta, Hox genlerinin varlığının ve yokluğunun haritalanması evrimsel geçmişlerini gösterir (Şekil 20.5). İki Hox geni radial simetrik Cnidaryalarda (denizanaları, mercanlar) (Bilateria'nın kardeş grubu) bulunmuştur. Birkaç yeni Hox geni bütün Bilateria'yı oluşturacak soylarda ortaya çıktı. Bu yeni Hox sınıfları (homeodomain dizileri kanıttır) artan derecede anterior-posterior eksen kimliğini tanımlayabilir.



Şekil 20.5 Metazoan Hox genlerinin olası evrimi. Dikey beyaz çizgiler, bugün kabul edilen Hox genleri ortologlarını gösterir. Önemli gen ikilenme olayları işaretlenmiştir. Düzgün çizgilerle gösterilmiş bilinen *Hox* genlerini, kesik çizgilerse kısmen bilinen homeobox dizilerini göstermektedir (Carroll vd. 2001).

Hox genlerinin keşfinin, hayvan çeşitliliğinin evrimini anlamamızdaki önemini ne kadar vurgulasak azdır. Bu sayede ilk kez ortak bir gelişim genetik çerçevesinde bütün metazoan ontogenisi (bireyoluş) birleşti. Bundan önce, sadece birkaç biyolog omurgalılarla omurgasızların ortak bir genetik gelişim altyapısı olabileceğini hayal edebilirdi. Bu buluşlar, hayvanlar arasında, gelişimin diğer yönleriyle (örneğin dorsal-ventral yapılar ve uzuv gelişimi) ilgili potansiyel benzerlikler konusunda yeni araştırmaların önünü açmış oldu ki bulunan bezerlikler oldukça fazlaydı (Carroll vd. 2001, Wilkins 2002). İronik olarak, morfolojik evrime olan bu ilgi, *evrimleşmiş* yerine *korunmuş* olan özelliklerin keşfiyle hızlanmıştır. Doğal olarak hemen yeni sorular ortaya çıktı: Hayvan taksonları arasında vücut yapı *farklılıklarının* temeli nedir? Korunmuş oldukları görünen genetik etmenlerin, bu farklılıklarda ne rolleri olabilir?

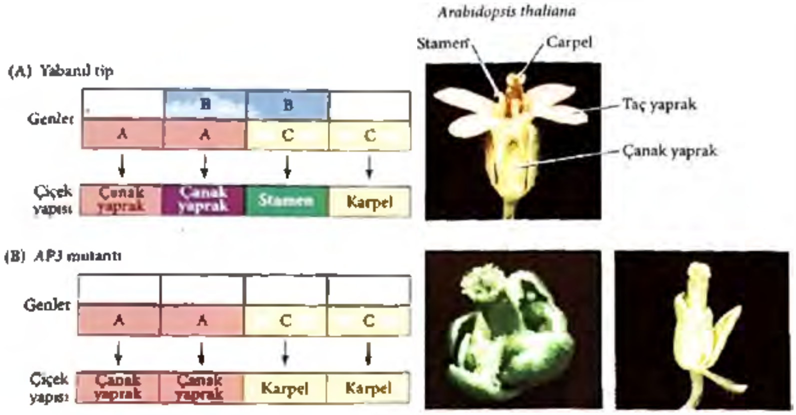
Bu sorular günümüz EGB'de en çok araştırılan konulardır. Örneğin, *Ubx* geni, erken bir hipotezi (Dipteran sinekleri ve kelebeklerdeki arka kanat farklılıkları gibi önemli yapısal farklılıklar, sadece belli bir Hox geninin yazılımının açılması ya da kapatılması ile ortaya çıkıyor olabilir) kanıtlamak için test edilmişti. Sean Carroll vd., ufak *Drosophila* halter ve kelebek arka kanatlarındaki farklılıklarının Hox gen anlatımı nedeniyle *olmadığını*, ikisinde de *Ubx*'in anlatım gösterdiğini saptadılar (Warren vd. 1994). Yani, taksonlar arasındaki arka kanat morfolojisi farklılıkları, başka gen anlatımları yüzünden olmalıydı. Hox genleri, DNA kontrol bölgelerine **(promoter, artırıcı ya da *cis*-düzenleyici elemanlar)** bağlanan ve arkalarındaki **hedef genlerin** yazılımı düzenleyen proteinleri (**yazılım etmeni**) üretirler (bkz. Kutu B). Bu nedenle, morfolojik değişiklikler, Hox genlerinin düzenledikleri genlerdeki değişikliklere bağlanabilir. Aslında, Drosophila ve kelebek arka kanatlarındaki farklılık, bir kaç *Ubx* hedef geninin anlatımından doğar. (Carroll vd. 1995; Weatherbee vd. 1998).

İkinci bir tip araştırmaya göre ise bölgesel Hox anlatım yapıları, hayvanların vücut planlarının evrimi ile çarpıcı şekilde ilintilidir. Örneğin, bazal branchiopodlar dışındaki bütün krustaselerde (sadece bir tip toraks üyesi vardır), *Ubx* ve *abdA* anlatımının ön sınırı maxilliped (küçük beslenme amaçlı bacak benzeri uzantılar) bölümleri ile toraksa üyeleri arasına denk gelir (bkz. Şekil 3.7). Bu gözlem, Hox genlerinin anlatım bölgelerinin değişmesi sonucu bu bölgelere ait uzantıların farklılaşmasını (bireyselleşmiş) sağlamış olabileceğini göstermektedir (bkz. Bölüm 3). Bu tür bağıntılar tüm Bilateriada (Carroll vd. 2001) görülmüştür. Bu da, filumlar içinde ve arasındaki vücut plan uyarlanmalarının altında, Hox genlerinin anlatım farklılıklarının evrimine işaret etmektedir.

Hox genlerinin hayvan farklılaşmasındaki rollerinin anlaşılması morfolojik evrime yeni bir bakış açısı getirmiştir. Bu da, morfolojik evrimin önemli nedenlerinden birinin, ortak genlerin (bazen "alet çantası" denir, Carroll vd. 2001) anlatımının zamana ve yere göre değişmesi olduğu fikridir. Bu bölümün geri kalan kısmında, gen düzenlenmesiyle ilgili evrim çatısının, canlı formlarının ortaya çıkışını anlamamıza nasıl yardımcı olduğunu göreceğiz.

Çağdaş EGB'deki Kanıt Çeşitleri

Morfolojik özelliklerin gelişimsel genetik kökenlerinin ve tarihinin anlaşılmasında, gen anlatım örüntüleri sıklıkla, karşılaştırmalı embriyonik ve filogenetik verilerle birlikte kullanılmaktadır (bkz. Kutu A). Bununla birlikte, bir dokuda ya da yapıda ilgilenilen genin ne görevi olduğunun kesin olarak gösterilebilmesi için, gelişim genetiği verileri, örneğin mutantlardan ya da genetik olarak değiştirilmiş (ilgilenilen genin az ya da çok anlatımının yapıldığı) canlılardan elde edilen fenotipik veriler gereklidir. Örneğin angiosperm çiçeklerde yapılan bir araştırma mutant fenotiplerin evrimsel hipotezler oluşturmada nasıl kullanılabileceğini göstermektedir. Dikot bitkilerin çiçeklerinde üç çeşit yazılım etmeni vardır (A, B ve C). Bunlar, çanak ve taç yapraklarda, erkek ve dişi organlarda (meyve yaprağı) dörtlü sarmallar ya da eşmerkezli dairelerin oluşumu için gereklidir (Ma ve DePamphilis 2000; Şekil 20.6A).



Şekil 20.6 Çiçek gelişimin ABC modeli. (A) angiosperm çiçeklerinde dört sarmal ve A, B ve C sınıf genlerin anlatım örüntüleri. Yabanıl tip *Arabidopsis* çiçeği (sağda), normal gen anlatımının sonucu olan fenotipi gösterir. (B) B-sınıf geni *AP3* eksik *Arabidopsis* mutantlarında, taç yapraklar çanak yapraklara, erkek organlarsa dişi organlara dönüşmüştür (Fotoğraflar, J. Bowman izniyle).

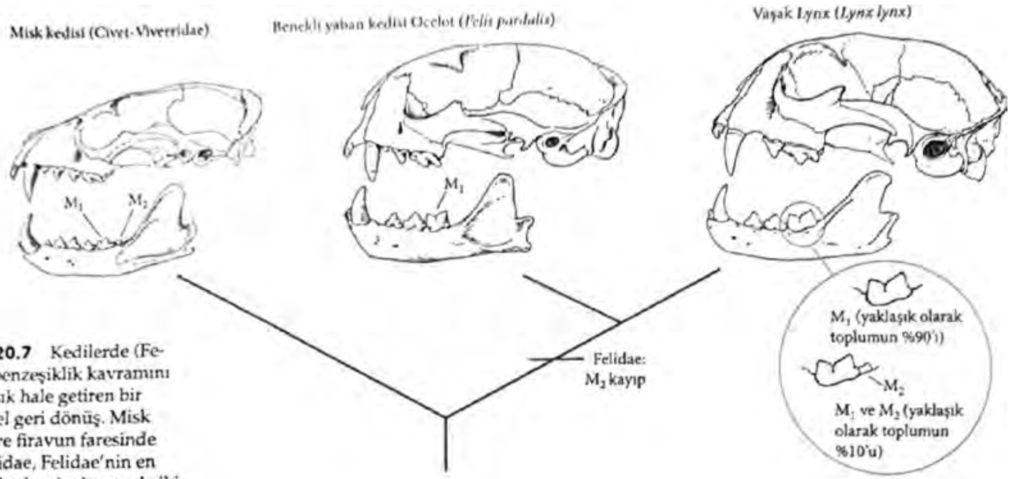
Çanak yapraklar, sadece A geni anlatımıyla, taç yapraklar örtüşen A ve B gen anlatımlarıyla, erkek organlar örtüşen B ve C gen anlatımlarıyla, dişi organlarsa sadece C gen anlatımıyla oluşurlar. Çiçek gelişimi sırasında bazı gen sınıflarının anlatımı eksik olduğunda, bazı yapılar başka yapılara dönüşürler. Örneğin, *Arabidopsis thaliana* (dikot), B geni *APETALA3* (*AP3*) mutasyonları taç yaprakları çatal yapraklara, erkek organları da dişi organlara çevirir (Şekil 20.6B). Bir monokot olan mısırda, ABC gen homologlarının anlatım örüntüleri ve benzer mutant fenotipler, farklı bitki taksonları arasında floral yapıların eski olduğunu ve uzun zamandır var olduğu düşünülen eş kökenliliklerin de kanıtlanmasını sağladı (Ambrose vd. 2000). Dizi analizi verileri, ABC sisteminin angiospermlerden çok daha önce ortaya çıktığını ve muhtemel B ve C sınıf gen homologlarının benzer şekillerde çiçeksiz bitkilerde ("gymnosperm") anlatım göstermişti (Rutledge vd. 1998; Winter vd. 1991). Gymnospermler, en azından 300 milyon yıl önce çiçekli bitkilerden (angiosperm) ayrılmışlardı. Bu genlerin geçmişteki işlevleri, erkek ve dişi organların oluşumu için gerekli olmuş olabilir.

Eş Kökenlilik Kavramının Evrimi

Karşılaştırmalı biyoloji ve sistematik için temel olan eş kökenliliğin filogenetik kavramı, ortak bir atadan gelen, az çok değiştirilmiş benzeşik özellikleri tarif eder. Diğer bir deyişle bu benzeşik (homolog) yapılar, canlıların paylaştığı türemiş (sinapomorf) özelliklerdir (Donoghue 1992; G. P. Wagner 1989b). Eşkökenlilik (homoloji), vücut yapılarının birbirine göre konumlarındaki benzerliklerle, bazı vücut yapılarındaki benzerliklerin birleşimlerine, taşıllarda ya da günümüzde varlığını sürdüren türler arasında gözlenen ara formlara ya da bireyoluşa (ontogenez) dayanarak ileri sürülebilir. Bu tür gözlemler yapıldıktan sonra, diğer özelliklere göre türemiş takson filogenilerindeki benzerlikler değerlendirilir (bkz. Bölüm 3). Bu nedenle, benzeşiklik hipotezi, diğer özelliklerden elde edilen taksonun filogenisiyle söz konusu özelliğin uyuşmasıyla değerlendirilir.

Ancak, pek çok gözlem bu beklentiyle çatışmaktadır, bu da bazı evrim biyologlarının yeni bir **biyolojik benzeşiklik** kavramı öne sürmesine neden olmuştur (Roth 1998, 1991; G. P. Wagner 1989a; P. J. Wagner 1996).

Serı benzeşik yapılar, örneğin arthropod bacakları ya da omurgalı dişleri, bireyoluş (ontojenez) açısından aynı gelişimsel genetik mekanizmalarına sahiptir ama açıkça aynı tür içinde geçmişe dayanan bir benzeşiklik yoktur. Çok daha çarpıcı bir çatışma, evrimsel geri dönüşler tarafından ortaya konmuştur.



Şekil 20.7 Kedilerde (Felidae) benzeşiklik kavramını karmaşık hale getiren bir evrimsel geri dönüş. Misk kedisi ve firavun faresinde (Viverridae, Felidae'nin en yakın akrabası), alt çenede iki tane azıdişi vardır (M1, M2) (Plesiomorfik durum). Kedilerin hepsinde (benekli yaban kedisi kafatasında olduğu gibi) sadece M1 vardır. Vaşakların sadece %10'nunda ise M2 yeniden ortaya çıkar (Hall ve Kelson 1959; Kurtén 1963).

Örneğin çoğu etoburda bulunan ikinci azıdişi kedi ailesinde (Felidae) kaybolmuş, daha sonra bir kedide (vaşak), 10 vaşaktan 1'inde, tekrar ortaya çıkmıştır (Kurtén 1963; Şekil 20.7). Vaşağın ikinci azıdişi, diğer etoburların ikinci azıdişiyle filogenetik olarak benzeşik değil, fakat eş gelişim(homoplasi) gösterir. Ama gelişim genetiği açısından, "aynı" dişi temsil edebilir çünkü oluşumu diğer etoburlardaki dişi oluşturan mekanizmalara çok yakın ya da aynı olabilir (Raff 1996).

Filogenetik ve biyolojik benzeşiklik arasındaki diğer bir çelişki ise filogenetik benzeşik özelliklerin genelde farklı gelişim ve genetik temelleri olmasıdır. Örneğin bütün tetrapodlarda parmaklar arkadan (postaxial) öne (preaxial) doğru farklılaşır ama semenderlerde parmaklar ters sırada farklılaşır. Diğer bir örnek, hayvanların göz lenslerindeki çeşitli kristalin proteinleridir ama farklı hayvan soylarında lens kristalin proteinleri ileride göreceğimiz gibi farklı atasal proteinlerden evrimleşmişledir. Bunun tam tersine, farklı taksonlarda gelişim ve işlev açılarından birbirine benzer yapılar, filogenetik olarak benzeşik olmayabilir. Belki de en iyi örnek şudur: farklı taksonlarda, hayvan gözleri birbirinden bağımsız olarak evrimleşti ama bütün taksonlarda çok iyi korunmuş olan bir yazılım etmeni, Pax6, göz gelişimini kontrol eder. Bütün bu örnekleri daha detaylı olarak bu bölümün ilerleyen kısımlarında inceleyeceğiz.

Biyolojik benzeşiklik kavramı bir özelliğin türler arasında bir organizasyon düzeyinde (örneğin fenotip) benzeşik olabileceğini ama bir diğerinde (örneğin genetik ve gelişimsel) olmayabileceğini öne sürer. Bu kavram, çokhücrelilerin bir grup az çok korunmuş araçtan ortaya çıktığını vurgular. Bu araçlar tek başına genler ve proteinler ya da çoklu protein devreleri olabilir. Morfolojik evrim, bir bakıma bu alet çantasıyla "oynayarak" ortaya çıkmıştır (Jacob 1977). Günümüz EGB' sinin en büyük uğraşlarından biri, bu araçlardan biyolojik benzeşik yapıların nasıl ortaya çıktığını anlayabilmektir.

Evrimsel Olarak Korunmuş Gelişim Yolakları

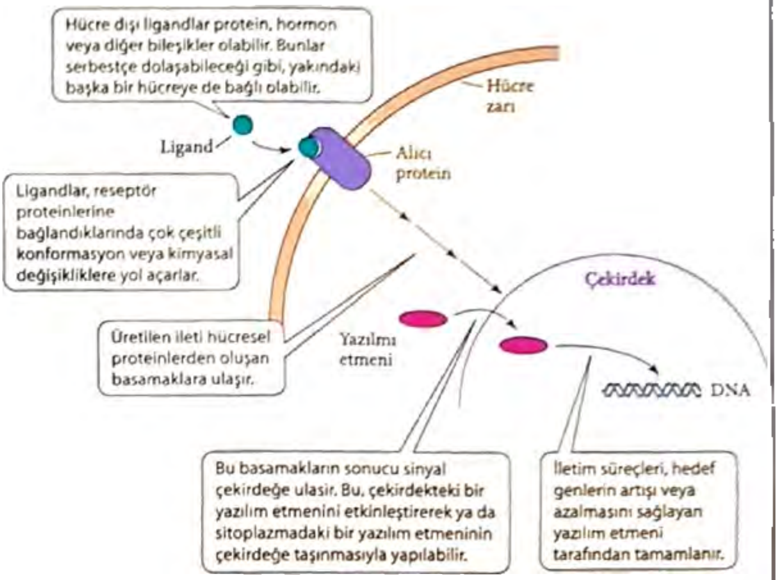
Morfogenezi düzenleyen genler, **gelişim yolağı** ya da **gelişim devreleri** adi verilen hiyerarşik sistemlerde ya da ağlarda bulunurlar (Kutu B). Bu genler, hücreler arası sinyalleri ileten sinyal proteinleri ve yazılım etmenleri üretir. Yazılım etmenleri, sinyal yolaklarına yanıt olarak gelişim ve fizyoloji (örneğin enzimler ve sitoiskelet proteinleri) için esas işi yapan hedef genlerin ve yapısal genlerin yazılımlarını arttırır ya da azaltır.

KUTU 20B Gelişim Yolaklarının Bileşenleri

Hox genleri, homeotik seçici genler olarak model oluşumu ve belli doku, organ ve vücudun bazı bölgelerinin gelişimi sırasında gen anlatımını kontrol ederler. *Ultrabithorax* gibi seçici genler olması gibi, anlatım göstermezse, özel doku ve organlar hiç oluşmayabilir ya da ilgisiz yapılara dönüşebilir (bkz. 20.2).

Yazılım etmenleri (homeotik seçici), morfogenezi gerçekleştiren gerçek proteinler de ("yapısal" enzim ya da hücrenin yapı bileşenleri) dahil olmak üzere pek çok genin anlatımını kontrol eder. Yazılım etmenlerinin hareketleri kısmen hücresel sinyal yolakları ile kontrol edilir (Şekil 1). Bu yolaklar, hücre dışındaki hormon gibi sinyallere ya da kısa menzilli sinyalleme moleküllerine (MORFOGEN) cevap verebilen hücre zarındaki bazı reseptör moleküllere cevap verirler. Reseptör proteinler bu sinyalleri yazılım etmeni üreten genlere iletirler. Bu tip yedi hücre sinyalleme yolakları (hepsi bilesen bir proteinin ardından adlandırılmıştır, Hedgehog ya da Notch gibi) hayvanlarda, diğerleri de bitkilerde bulunmuştur. Bu yolakların hepsi, *Drosophila*'dan memelilere kadar korunmuştur. Genellikle gen ikilenmesi yoluyla bazı hayvan soylarında farklı görevler evrimleştirerek, gelişen vücut yapılarında farklı bakımlardan morfogenez ve model oluşumunda rol alırlar. Pek çok sinyal yolağı, gelişim sırasında çok defa kullanılır. Bu da, morfolojik yeniliklerin, bu yolakları farklı dokularda ya da farklı gelişim aşamalarında yeniden mevzileşerek evrimleştiğini gösterir.

Hücresel sinyal yolakları ve yazılım etmenleri, gelişim yolaklarında (gelişimsel devreler olarak da bilinir) birbirleriyle ilintili olarak çalışırlar. Bu devreler *Drosophila* kanadının modellenmesinde (kanat hipotetik disklerinde) olduğu gibi modelleme sırasında rol alırlar (Şekil 2). Bu tip gelişimsel devreler sonucunda, *Drosophila* kanadı gibi erişkin yapıların oluşumunu sağlayan gen anlatım örüntüleri oluşur.



Şekil 1 Hücre içi iletilerin bir hücre iletim yolağıyla dönüştürülmesi

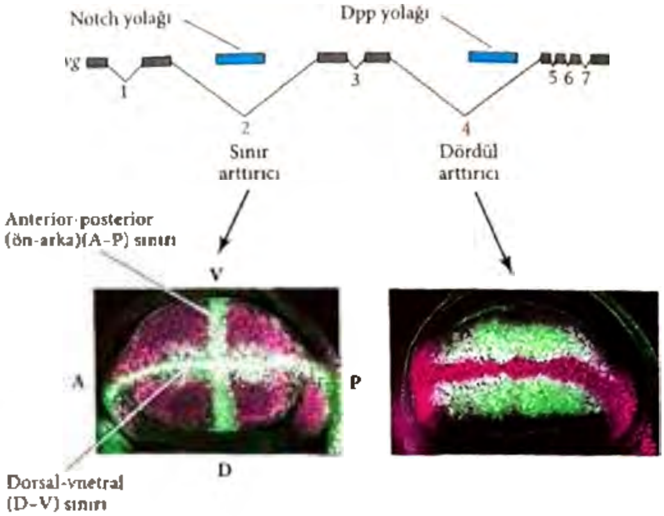
Şekil 2 *Drosophila*'da ergin kanadına yol açan disk gelişimi sırasında hücre ileti yolakları ve yazılım etkinliğini içeren gelişim yolağı. Gen anlatım örüntüleri koyu kahverengi gösterilmektedir. ergine yol açan diskler, bazı böceklerin larval gelişimleri sırasında kenara itilmiş epidermal hücre keseleridir. Bu diskler larval aşamalarda büyür ve ergin organları için model oluşturur, pupal aşamalarda ise kanat ve genitalia gibi dış erişkin yapıları oluştururlar.



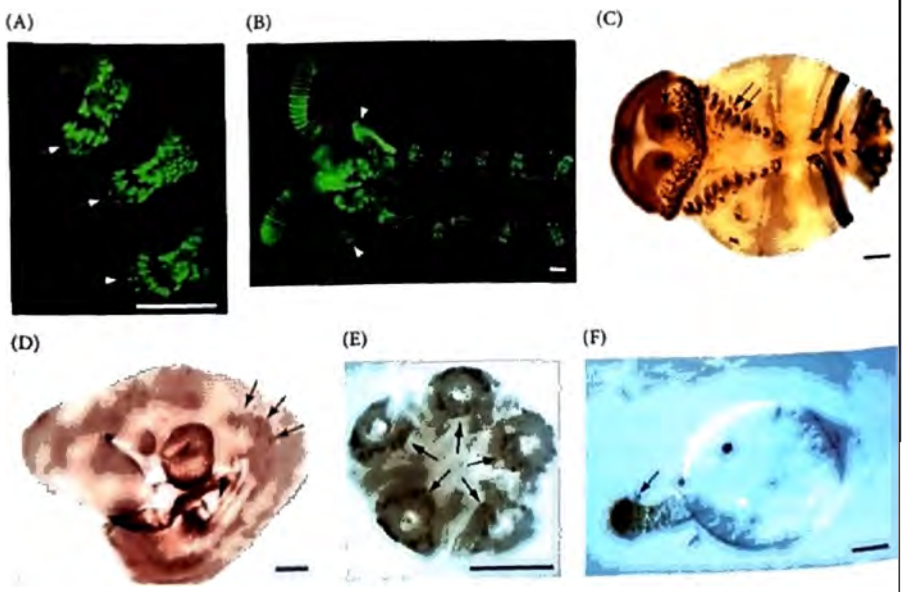
KUTU 20B *(devamı)*

Bir genin anlatımının artması ya da azalması, o gene ait artırıcı dizisine yazılım etmenleri bağlanmasına dayalıdır. Artırıcılar, yazılım etmenleriyle birlikte genlerin uzay ve zaman boyutlarında anlatımlarını kontrol eden şalterlerdir. Bazı yazılım etmenleri gen anlatımını özel olarak arttıran ya da azaltan etkiye sahipken, bazıları da bağlandıkları diziye, bağlandıkları diğer proteinlere bağlı olarak farklı durumlarda da iki etkiye de sahip olabilirler.

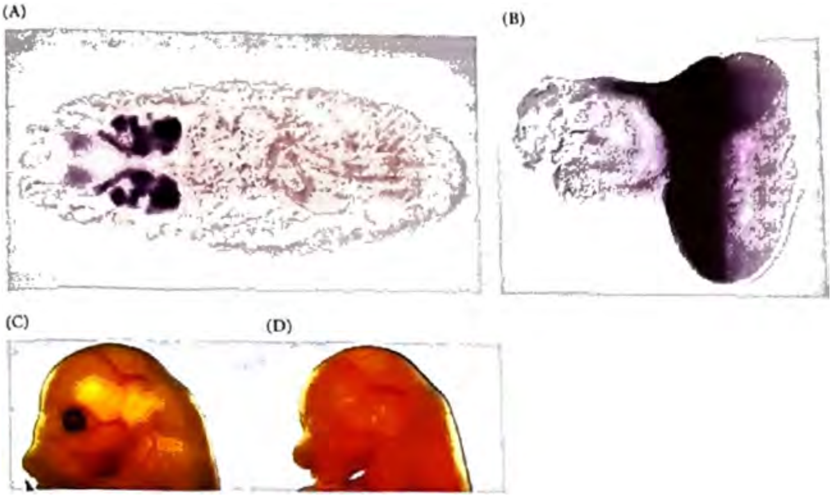
Gelişmekte olan kanatta *Vestigial* anlatımını etkileyen *Drosophila vestigial* genine ait iki artırıcı Şekil 3'de görülmektedir. Anterior-posterior ve dorsal-ventral kanat bölgelerinde *vestigial* anlatımını sağlayan Notch sinyal yolağındaki yazılım etmenleri bir artırıcıya bağlanır, Dpp yolağındaki yazılım etmenleri ise dört çeyrek kanat bölgesindeki gen anlatımı sağlayarak kanat sınırlarını tamamlarlar. *Vestigial* anlatımının bu şekli, kanat oluşumu için gereklidir.



Şekil 3 *Drosophila vestigial* geni (*vg*) artırıcıları. Vestigial ekzonları gri renkle gösterilmiştir, intronlar ise numaralandırılmıştır. *Vestigial*da iki farklı artırıcı karakterize edilmiştir. Bunlardan biri, "sınır artırıcısı" (intron 2'de) kısmen Notch sinyal yolağı tarafından kontrol edilir ve vestigial anlatımını çapraz şekilde (ergin kanat disklerinin anterior-posterior ve dorsal-ventral sınırlarında) düzenler. Diğeri "dörtlü" artırıcı (intron 4'de) ise kısmen Dpp sinyal yolağı tarafından kontrol edilir ve vestigial anlatımını birbirini tamamlayan dört çeyrek bölgede sağlar. (Fotoğraflar, Sean P. Carroll izniyle)



kil 20.8 Distalless gen esinin farklı hayvan uzantı laklarındaki anlatımı (A) Bir *ecis coenia* kelebek larvasında domene ait öncül bacaklar dar). (B) Onikofor *Peripatopsis ensis*'e ait anten (ant), ız kabarcığı (ok başları) ve opodyumlar. (C) Bir poliket nelid döletinde (*Chaetopterus riopedatus*) parapodial lıntılar (oklar). (D) Fare ön ak tomurcuğu (oklar). (E) nizkestanesi *Strongylocentrotus oebachiensis* metamorfoz çiren larvasında tüp ayak klar). (F) Larval bir tunikata *lolgula occidentalis*) alt ampuller klar). Ölçek çubuklar = 0,1 mm otoğraflar Grace Boekhoff-Falk niyle).

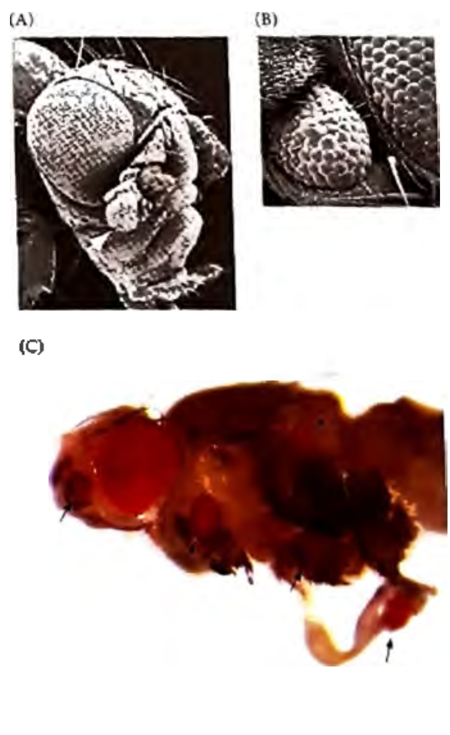


Şekil 20.9 Hayvan göz gelişimi sırasında *Pax6/eyeless* gen anlatımı, β-galaktosidaz gösterge (raportör) geninin mavi boyanması ile gözlemlenmiştir. (A, B) Drosophila. (A) larval göz öncüllerinde ve çevre dokularda *eyeless* geninin anlatımı. (B) Göz ergin diskine yakından bakış bir grup larval hücre erişkin göze dönüşecektir(sağdaki büyük lop). *Eyeless* geni, morfogenetik çizginin (göz gelişiminde arkadan öne hareket eder, farklılaşan ve farklılaşmayan hücreleri birbirinden ayırır) önünde denk gelen hücrelerde anlatım gösterir. Soldaki ufak lop ise ergin antene ait disktir ki bu yapı daha sonra erişkin anteni oluşturur. (C, D) Fare. (C) gelişen fare gözü bir pigment çemberi olarak görülebilir. (D) *Small eye (Sey)* fare mutantında *Pax6* anlatımı yoktur ve bireyin hiç gözleri yoktur ya da küçüktür.

Önemli organ ve uzantıların oluşumunu sağlayan birkaç gelişim yolağı büyük oranda korunmuş yazılım etmenleri tarafından kontrol edilir. (Carroll vd. 2001'de incelenmiştir). Örneğin *Distalles* geni, farkı filumlarda çok değişik yapıları oluşturan vücut uzantılarının gelişimini sağlayan bir yazılım etmenini şifreler. (Şekil 20.8) (Panganiban vd. 1997).

Bu genler içinde en bilinen örneklerden biri *Drosophila* mutantında önemli ölçüde küçülmüş ya da yok olmuş gözlerden sorumlu olan *eyeless* genidir. *Eyeless* geninin memelilerdeki benzeşiklerinde de (*Pax6*) gözlerde küçülme görülür. *Pax6/Eyeless*, göz gelişiminde ve büyümesinde önemli olan bir grup hiyerarşik düzenleyici proteinin yazılımını etkinleştirir. *Pax6/Eyeless* gen anlatımı döletlerde gelişmekte olan gözde gözlemlenir (Şekil 20.9). İlginç olarak, araştırmacılar Eyeless genini normalde anlatım edilmeyen farklı yerlerde (**ektopik anlatım**) anlatım gösterdiklerinde, bu genin anlatımının ektopik göz oluşumu için yeterli olduğunu keşfettiler (Şekil 20.10A,B). Daha ilginç olanı, *Pax6/Eyeless* geninin omurgasızlar ve omurgalılarda işlevsel olarak korunmuş olmasıdır. Fare ve mürekkep balığı *Pax6/Eyeless* geni, anlatım gösterdikleri *Drosophila* dokularında ektopik göz oluşturabilmektedirler (Oliver vd. 1995; Xu vd. 1997). Bu da *Pax6* benzeşiklerinin nasıl bu kadar farklı genomlarda işlevsel olabileceğinin açıklamaya yardım eder.

Darwin ve ondan sonra gelen pek çok teorist de göz gibi kompleks bir organın nasıl oluşmuş olabileceği üzerine fikirler geliştirmişlerdir. Darwin, fotoreseptif olabilen ara aşamaların olduğunu, bunların uyum yeteneği ile daha karmaşık yapıda gözler oluşturabileceklerini ileri sürmüştü.



Şekil 20.10 *Drosophila*'da ektopik göz oluşumu. (A) ektopik *eyeless* gen anlatımı sonucu, antenin (ok) tabanında oluşmuş küçük ektopik göz. (B). Yanındaki büyük ve normal bileşik göz ile aynı morfolojiye sahip ektopik göze yakından bakış. (C) İnsan *Pax6* geninin (*Dpp* geni artırıcıları sayesinde) ektopik anlatımı pek çok yerde göz oluşumunu sağlar (oklar) (A, B W. G. Gehring; C, Nadean Brown izniyle).

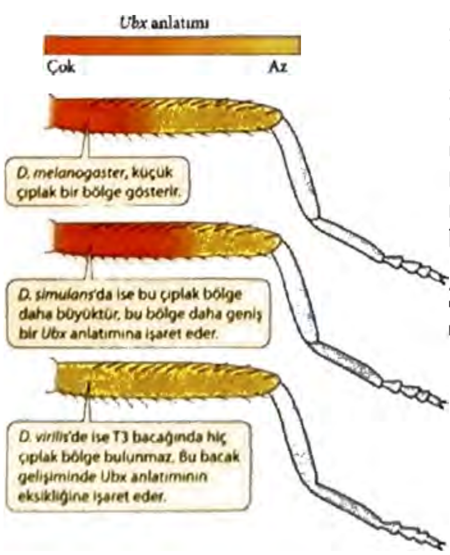
Bu fikirle uyumlu olan, temel bir hayvan filumu Cnidaryanlarda oldukça basit "göz delikleri" vardır ki burada fotoreseptif pigment (rhodopsin) içeren birkaç hücre vardır. Diğer omurgalılarda da karmaşıklık düzeyleri farklı pek çok değişik göz vardır (bkz. Şekil 21.12). Hayvan göz yapısının çok karmaşık olması, bazı araştırmacıların gözün pek çok kez evrimleştiğini düşünmesine yol açtı (Fernald 2000). Ama açıkçası, *eyeless/Pax6*'nın evrensel rolü ve hedef genleri tek bir başlangıç olduğunu gösteriyor. Şu an en çok kabul gören açıklama, *Pax6*'nın rhodopsin pigmentleri gibi fotoreseptör organların evrensel bileşenlerinin anlatımını düzenleyen eski işlevleri olduğudur. Fakat farklı hayvan soylarında, muhtemelen *Pax6* yolakları tarafından düzenlenen farklı genlerin etkisiyle farklı morfolojik özellikler evrimleştiler (bkz. Wilkins 2002, sayfalar 148-155). Yani, fotoresepsiyon kapasitesi benzeşik olabilir ama bu işlevi (göz) gerçekleştiren yapısal özellikler benzeşik olmayabilir. Bu açıklama, organ oluşumunun çok iyi korunan düzenleyicilerine ait başka durumlar içinde geçerli olabilir.

Gen Düzenlenmesinin Evrimi: Gelişim Evriminin Temeli

Gen anlatımının düzenlenmesi, özel zamanlarda ve dokularda genleri etkinleştiren ya da baskılayan (diğer dokular etkilenmeden), her gene ait özel artırıcılardır. Bu DNA dizilerine sadece belli hücre çeşitlerinde ya da belli gelişim evrelerinde özel yazılım etmen grupları bağlanır. Örneğin, gelişmekte olan *Drosophila* kanadında anlatım edilen birkaç gen, Scalloped ve Vestigial adındaki yazılım etmenleri tarafından (kanat gelişimini sağlayan genleri etkinleştirirler) kontrol edilirler (Guss vd. 2001). Bu genlerin şifrelemeyen DNA bölgelerinde (intron), her biri 8 ya da 9 nükleotid uzunluğunda olan Scalloped ve Vestigial'e ait bir ya da daha fazla bağlanma yeri vardır (bkz. Kutu B'ye ait Şekil 3). Artırıcıda bir ya da daha fazla yazılım etmeninün bağlandığı böyle bir kaç bağlanma bölgesi vardır. Artırıcı bölgeleri hücre kültüründe ya da genetik olarak değiştirilmiş bireylerde (transgenik) gösterge genlerlerle çalışılabilir (bkz. Kutu A).

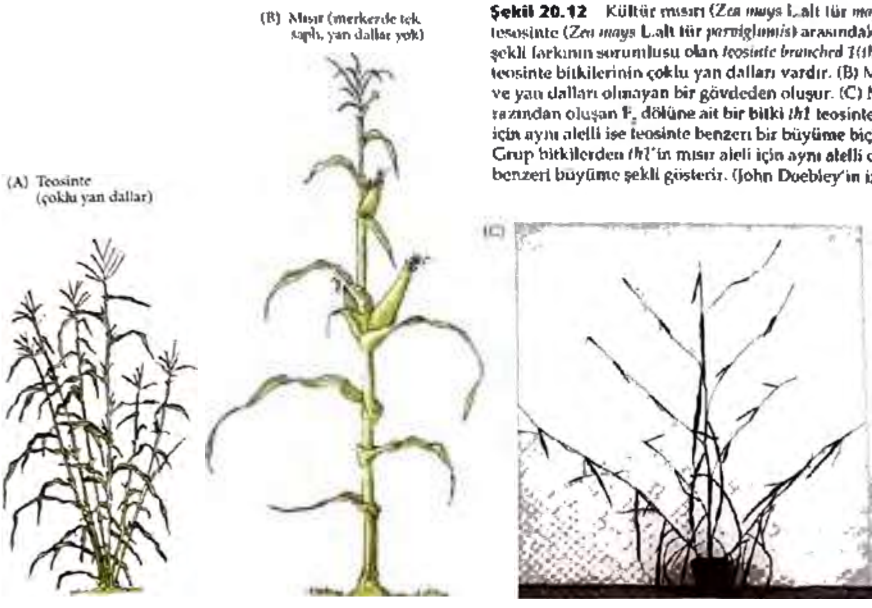
Belli bir gen genellikle bir kaç farklı artırıcıya sahiptir. Bu **düzen modüllerinin** özel doku ve vücut bölümlerinin evrimsel değişikliklerini sağladığı düşünülmektedir. Bu da amino asitler yerine, artırıcıdaki değişikliklerin pek çok fenotipik uyarlanıma yol açtığı düşünülmektedir. Ancak bu çekici fikrin doğrulanması çok güçtür. Bugüne kadar en iyi örnekler *Drosophila*'da ve mısırda bulunmuştur.

Stern (1998), *Drosophila melanogaster* ve *D. simulans* T3 bölmesi ayaklarındaki epidermal tüy hücrelerinin arasındaki farkları, türler arası hibridizasyon ve gen haritalama yöntemleri ile *Ubx* lokusuna bağladı. Üstelik *Ubx* geninin anlatım örüntülerinin, tüy örüntüleriyle tam olarak örtüştüğünü buldu (Şekil 20.11). İki tür arasında Ubx proteinleri arasında amino asit farkı olmadığı için, Stern aradaki farklılıkların *Ubx* geninin düzenleyici dizilerindeki farklardan kaynaklandığı kanısına vardı. John Doebley vd. (Doebley vd. 1995; Hubbard vd. 2002) benzer gen haritalama teknikleri kullanarak, mısıra ait yazılım etmeni şifreleyen *teosinte branched 1** geninin bitkinin normal vücut planı için gerekli olduğunu ve mısır ve mısırın yabani atasında, *teosinte*'nin dal mimarisindeki farklılıklardan sorumlu olduğunu gösterdiler (Şekil 20.12).



Şekil 20.11 *Drosophila* üçüncü toraks bacağında epidermal tüy hücre örüntüsünün evriminde Ubx geninin rolü. Bacak gelişiminin ileri evrelerinde *Ubx* anlatım örüntüsü, epidermal tüy hücrelerinin bulunmadığı bölgelere karşılık gelir. Türler arasındaki bu farkın genetik olarak *Ubx* lokusuna bağlı olduğu gösterilmiştir (Carroll vd. 2001).

* *teosinte branched* 1 gibi diğer bir tür fenotipine benzeyen mutasyonlar bazen PHYLETIC FENOKOPYA olarak da adlandırılır (Stebbins ve Basile 1965; Stark vd. 1999).



Şekil 20.12 Kültür mısırı (*Zea mays* L.alt tür *mays*) ve yabani atası, teosinte (*Zea mays* L.alt tür *parviglumis*) arasındaki önemli büyüme şekli farkının sorumlusu olan *teosinte branched 1(tb1)* genidir. (A) teosinte bitkilerinin çoklu yan dalları vardır. (B) Mısır ise tek bir sap ve yan dalları olmayan bir gövdeden oluşur. (C) Mısır × teosinte çaprazından oluşan F_2 dölüne ait bir bitki *tb1* teosinte alelini içeren bölge için aynı alelli ise teosinte benzeri bir büyüme biçimi gösterir. Aynı Grup bitkilerden *tb1*'in mısır aleli için aynı alelli olanları ise mısır benzeri büyüme şekli gösterir. (John Doebley'in izniyle.)

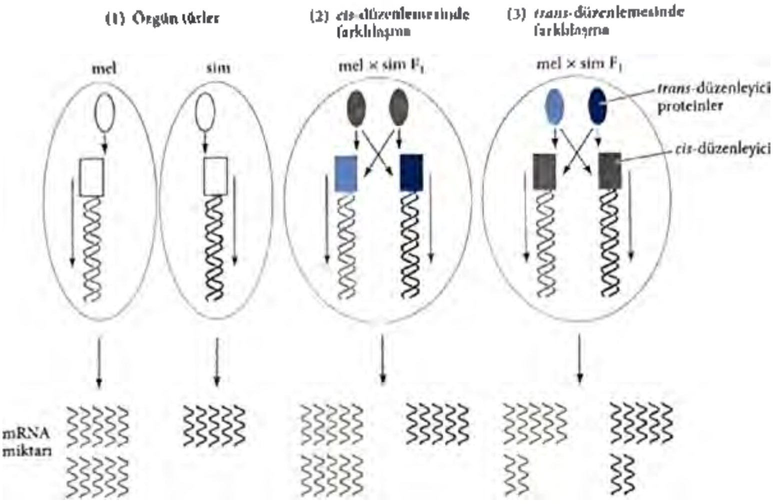
İki türde de bir genin anlatımının evrimsel değişimi, yakındaki bir *cis* (aynı tarafta)-düzenleyici dizinin (örneğin artırıcı) değişerek, farklı bir lokustan üretilmiş aynı yazılım etmeninden farklı etkilenmesiyle oluşmuş olabilir. Alternatif olarak aynı genin iki tür arasında farklı anlatımı, *trans* (karşı konum)-regülatör farklılıklarından yani yazılım etmeni faktör farklılıklarından kaynaklanmış olabilir. Patricia Wittkopp vd.'ne (2004) göre, birbiriyle alakalı iki tür arasındaki gen anlatım farkları, *cis*-düzenleyici dizilerden kaynaklanıyorsa, F_1 melezlerde aynı anlatım farklılıklarının görülmesi gerekir çünkü her gen kendi *cis*-düzenleyici dizinine bağlı olacaktır (Şekil 20.13; Örnek 1 ve 2'yi karşılaştırın). Eğer türler arasındaki gen anlatım farklılıkları, yazılım etmenlerinden kaynaklanıyorsa (*trans*-düzenleyiciler), F_1 melezlerinde iki yazılım etmeni de üretileceğinden, nükleoplasmadan yayılarak iki türün hedef genlerine bağlanacaklardır. Yani iki genin de eşit miktarlarda üretilmesi beklenir (Şekil 20.13, Örnek 3).

Araştırmacılar, *Drosophila melanogaster* ve *D. simulans* melezlerinde 29 gen anlatımını incelediler. Bu genlerin yaklaşık yarısı sadece *cis*-düzenleyici farklılıkları gösterirken, kalan yarısı hem *cis* hem trans-düzenleyici farklılıkları gösterdiler. Yeni ufuklar açan bu çalışma, artırıcı değişimlerinin pek çok evrimsel gen anlatım değişikliklerine yol açmış olabileceğine işaret ediyor.

Morfolojik evrimde birimsellik (modülerlik)

Çok hücreli canlılarda vücut planları birbirinden ayrılan birimlerden (örneğin, vücut bölütleri, uzantıları ya da angiosperm çiçeklerin taç ve çanak yaprakları) oluşur.

Hayvanlarda, pek çok benzeşik yapının oldukça farklı morfolojileri vardır (örneğin, arthropod üyeleri). Benzer şekilde, bir bölütün içinde tekrarlanan diş gibi elementler biçimleri açısından oldukça farklı olabilir. Doğada gördüğümüz inanılmaz çeşitliliğin çoğu, böyle bireysel bölütlerdeki ya da yapılardaki farklılıklardan kaynaklanır. Böylelikle, vücut planına ait parçalar ayrışım ve bireyselleşme gösterir, yani bağımsız bir şekilde gelişip evrimleşebilirler. Bu olay, mozaik evrime bir örnektir (bkz. Bölüm 3).



Şekil 20.13 *Cis* ya da *trans*-düzenleyicilerin, gen anlatımına olan etkilerinin anlayabilmek için bir test/ cis-düzenleyiciler dikdörtgen, trans-düzenleyici proteinler (*cis*-düzenleyicilere bağlanırlar) ise oval simgelerle gösterilmiştir. (1) *Drosophila melanogaster* (*mel*) ve *D. simulans*'da (sim) anlatım gösteren gen (mRNA üretimi ile ölçülür) farklılık gösterir. Mel/sim mRNA oranı 2:1 dır. Bu farkın *cis* ya da trans-düzenleyicilere bağlı olup olmadığı bilinmemektedir (içi boş semboller). (2) Eğer iki türün *cis*-düzenleyicileri farklılaşmış ise, F_1 melezlerde aynı miktarda farklı gen anlatımı beklenir (farklı mavi tonları) çünkü ikisi de diğer türün benzeşik geninin anlatımını etkilemeyecektir. (*trans*-düzenleyicilerin iki tür için de aynı olduğu var sayılmaktadır ve bunlar gri renkle gösterilmiştir). (3) Eğer türler arasındaki fark, *trans*-düzenleyiciler yüzündense, iki türün de aynı miktarda mRNA üretmesi beklenir (1:1 mRNA oranı) çünkü iki türdeki benzeşik genler ebeveynlere ait trans-düzenleyici proteinlerle eşit olarak karşı karşıya gelecektir.

Farklı vücut yapılarının bağımsız gelişimine MODÜLERLİK, bireysel yapı ya da birimlere de de MODÜL denir. Modülerlik gelişim yolakları tarafından nasıl elde edilir? Yukarıda anlatılan gen anlatım düzenlemeleri gibi yollar bu soruyu cevaplamak için temeldir.

Genlerin ayrı işlev kazanması (co-option) ve yeni özelliklerin evrimi

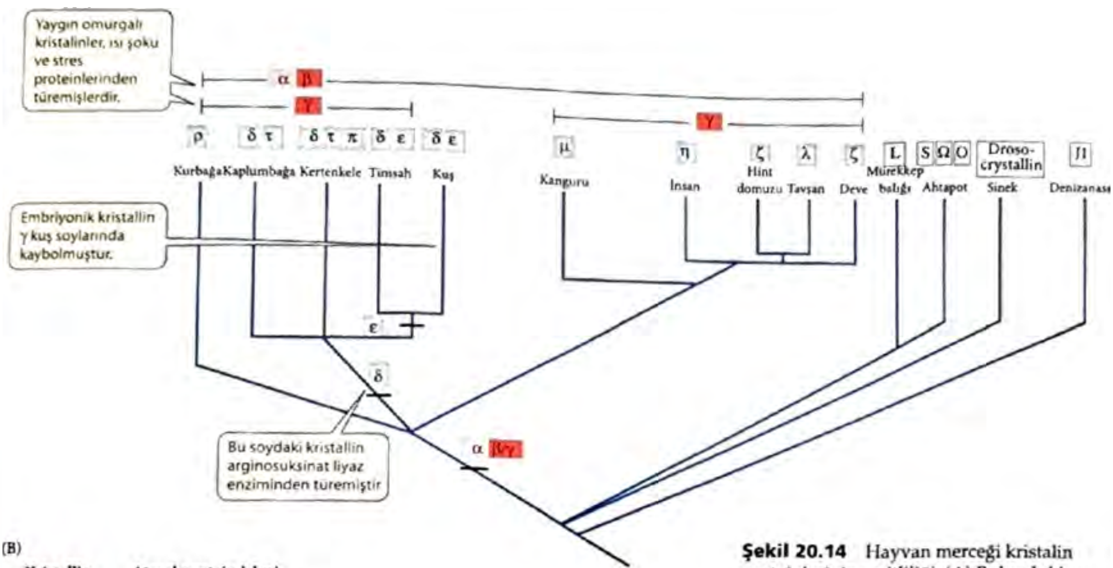
Pek çok gen ve sinyal yolağının gelişim sırasında çoklu görevleri vardır. Örneğin yazılım etmeni *Distalles* bütün böceklerde bacak, kanat ve duyarga gelişimi için gereklidir. Ama bazı kelebeklerde ileri aşamalarda da gelişen kanatta anlatım gösterir ve burada "eyespots, göz benekleri" adı verilen renk desenlerinin oluşumunda görev alır (bkz. Şekil 20.16A). Bu gibi örnekler, evrim boyunca genlerin ve yolakların yeniden düzenlenerek yeni amaçlara hizmet ettiklerini önermektedir.

Uyumsal evrim sırasında daha önceden var olan özelliklerin işlevlerinin değişmesi, Darwin zamanından beri bilinmektedir. Gould ve Vrba (1982), daha önceden var olan özelliklerin yeni kullanım şekillerini tanımlamak için eksaptasyon **(exaptation)** terimini ortaya atmışlardır (bkz. Bölüm 11). Gelişim biyologları ise toplama **(recruitment)** (Wilkins 2002) ve ayrı işlev kazanma **(co-option)** (True ve Carroll 2002 tarafından derlenmiştir) terimlerini, daha önceden var olan genlerin ve gelişim yolaklarının evrim yoluyla yeni işlevler kazanmasını tanımlamak için kullanmışlardır.

Tek tek genlerin yeni işlevler için seçimi sıklıkla kullanılan bir yöntem olabilir. Gen ailelerine ait üyeler, farklı gelişimsel ve fizyolojik amaçlarla çeşitlendiler (Bölüm 19). Buna benzer en ilginç örneklerden biri, oldukça çeşitli olan kristallin proteinidir. Hayvan göz merceğinde bulunan ve çeşitlilik gösteren kristallin proteinleri birkaç genden seçilmişlerdir. (Wistow ve Piatigorsky 1988; Wistow 1993) (Şekil 20.14). Tüm omurgalılarda ortak olan iki çeşit kristallin (α ve β), stres proteinlerinden türemişlerdir. Stres proteinleri fazla ısı gibi bazı çevresel stresler karşısında hücre işlevlerini dengeleyen proteinlerdir. Bazı hayvan soyları taksona özel kristallinleri bazı enzimlerden oluşturmuşlardır. (Mesela, sürüngenlerde laktat dehidrogenazdan, cephalopodlarda glutathione-S-transferazdan).

Göz merceğinde, kristallinler yüksek miktarlarda anlatım gösterir ve saydam matrislerin içinde sıkı şekilde bir arada bulunurlar. Burada çevresel streslere di-

(A)



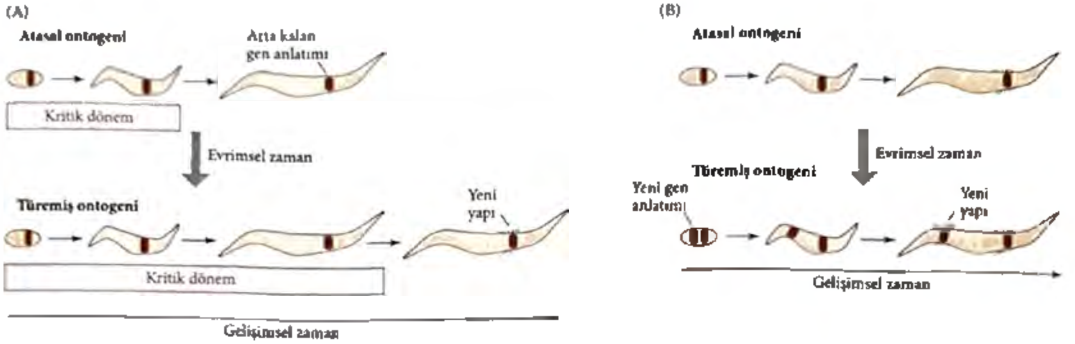
(B)

Kristallin	Atasal protein işlevi
α	Küçük ısı şok proteinleri
βγ	Bakteri stres proteinleri ile ilişkili
ρ	NAPH'e bağlı redüktaz
δ	Arginosuksinat liyaz
τ	α-enolaz
π	Glyseraldehit fosfat dehidrogenez
ε	Laktat dehidrogenaz
μ	Bakteri ornitin deaminaz enzimine benzer
η	Aldehit dehidrogenaz
ζ	Alkol dehidrogenaz
λ	Hidroksiasil-CoA dehidrogenez
L	Aldehit dehidrogenaz
S	Glutathione-S-transferaz
Ω	Aldehit dehidrogenaz
O	Maya TSF1'e benzer
Drosocrystallin	Böcek kütikül protein
J1	Şaperon/60 kd hsp'e benzer

Şekil 20.14 Hayvan merceği kristalin proteinlerinin çeşitliliği. (A) Bulundukları taksonlara ait taksona özgü kristallinler gösterilmiştir; ktistalinlerin tüm dağılımları tam olarak gösterilmemiştir. (B). Her bir kristallin proteinin türediği atasal protein (True ve Carroll 2002).

rençlidirler ve hayvanın hayatı boyunca dayanabilecek şekilde tasarlanmışlardır. Bu işlevi sağlayabilmek için atasal işlevden, ayrı işlev kazanmalarından itibaren amino asit değişikliklerine uğramışlardır. Pek çok durumda bu proteinler hala atasal proteinlerle yüksek benzeşiklik taşırlar. Bu kristallinler, ikilenmiş (duplikasyon) enzim genlerinden türemişlerdir. Diğer durumlarda gen ikilenmesi olmamıştır, hem kristallin hem de enzim aynı gen tarafından şifrelenmektedir (örneğin balıklarda, sürüngenlerde ve kuşlarda τ kristallin /α enolaz).

Buna alternatif olarak, embriyonun belli bir bölgesinde anlatım gösteren gelişim yolağı, döletin başka bir bölgesinde anlatıldığında bu yeni bölgede o yapının tekrarlanması sağlanabilir (Şekil 20.15B). Şekil 20.16'da bu tür olayların evrimsel yeniliklere nasıl yol açtığı gösterilmektedir. Nympalid kelebeklerin kanatlarındaki "göz benekleri"nin gelişiminde (en son gelişen kısımlardandır) görev alan proteinlerin bir kısmı daha önce de bölüt oluşumu ve erken kanat gelişimi sırasında görev alırlar (Şekil 20.16A). Tetrapod bacak gelişiminde *Hox* genleri içerlek anterior-posterior örüntüde anlatım edilir. Bu daha önce anterior-posterior aks oluşumundakine benzer bir örüntüdür. (Şekil 20.16B.)



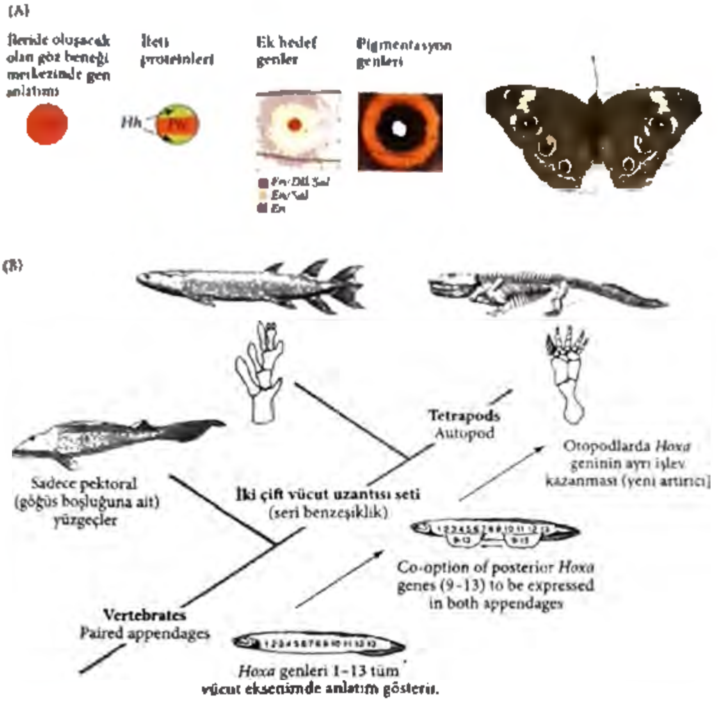
Şekil 20.15 Gelişim düzenleyen bir genin anlatım çeşitliliğinin farklı işlev kazanarak yeni bir morfolojik özellik geliştirmesini açıklayan iki yol. (A) Zamana bağlı yeni işlev kazanma. Kritik zaman (genin işlevinin gerekli olduğu dönem) geçtikten sonra hala anlatımı devam eden gen, evrimsel süreç içinde yeni bir morfolojik işlemde kullanılabilir. Bu uygulama sonucu yeni bir özellik eklenmiş olup, kritik zaman uzatılmış olur. (B) Uzay boyutunda yeni işlev kazanma. Bir gelişim programındaki evrimsel değişiklik sonucu pleiotropik olarak ortaya çıkan ve başlangıçta yansız (nötr) olan gen anlatımı. Bu yeni anlatım şekli atasal özelliğin, vücudun yeni bir bölgesinde morfogenezi sağlamak için yeni bir işlev kazanması olabilir. (True ve Carroll 2002.)

Bitkilerde, ayrık ya da birleşik yaprakların evrimindeki bir gelişim devresi seçilerek, yaprağın ana aksi boyunca az çok ayrık yaprakçıkların oluşumu sağlandı (Bharathan ve Sinha 2001; Byrne vd. 2001'de incelenmiştir). Homeobox protein ailesinin bir üyesi olan *KNOX1* gövdenin büyümesinin yanı sıra, pek çok bitkinin apikal meristeminde de anlatım gösterir. Normal yaprak gelişiminin sağlanabilmesi için *KNOX1*'in yaprak primordiumunda etkisizleştirilmesi gerekir. Domates bitkisinin birleşik yaprak oluşumunda, ana yaprağın ilk taslağında yaprakçık taslakları şişlik oluşturur ve bu bölgelerde *KNOX1* gen anlatımı tekrar görülür. Görüldüğü üzere bir büyüme kontrol yolağı, birleşik yaprak evrimi sırasında seçilmiş ve angiospermlerde pek çok kez tekrarlanmıştır (Goliber vd. 1999; Bharathan ve Sinha 2001).

Ayrı gelişim zamanlamasının (Heterokroni) gelişim genetiği

Morfolojik evrim, heterokroniyi, yani gelişim zamanlamasında evrimsel değişiklikleri zorunlu kıldı (bkz. Bölüm 3). Ayrı gelişim zamanlamasının gelişimsel genetik temelleri, model canlılarda çok az çalışılmıştır ama genetik yaklaşımlar, semenderlerde neoteninin anlaşılması için kullanılmıştır (Voss ve Schaffer 2000; Voss vd. 2003). Standart ontogenetik dizi, kaplan semender (*Ambystoma tigrinum*) kara erişkinlerinde kuyruk yüzgeci ve dış solungacının yok olmasını da içerir. İçinde aksolotun da (*A.mexicanum*) bulunduğu birkaç yakın tür, olgunluğa eriştiklerinde tamamen sucul kalarak, solungaçlarını ve larval özelliklerini yitirmezler (bkz. Şekil 3.14). Bazı türler, yaşadıkları ortam kuruduğunda istemli olarak tipik bir kara erişkin formuna dönüşme yeteneğine sahiptir. Bazıları ise bu yeteneklerini tamamen kaybetmişledir. Semenderlerde, thyrotropin-salan hormon (TRH), hipofiz bezinini başka bir hormon salgılaması için uyarır, hipofizin salgıladığı tiroit uyarıcı (TSH) hormon ise tiroit bezini uyararak üçüncü bir hormonun, thyroksinin salgılanmasını sağlar. Thyroksin, bazı farklı dokularda morfogenetik olayları tetikliyerek, metamorfozu başlatır. *A.mexicanum*'da TRH'e bağlı yolak çalışmasına rağmen, hayvana TRH enjekte edilerek, metamorfoz başlatılabilir (Shaffer ve Voss 1996).

Bu gözlem, *A.mexicanum*'da neoteninin evriminde TRH'a bağlı ardışık yolakların etkinliğinin yok edildiğini akla getirir. *A. tigrium* ve *A. mexicanum* arasında yapılan çapraz döllenmeler, bu fikrin çoklu genler tarafından düzenlenebileceğini göstermiştir. İlginç olarak, Voss vd. (2003) neoteninin, birbirinden bağımsız şekilde ortaya çıkan her üç tür için farklı bir genetik temeli olduğuna dair kanıtlar bul-



Şekil 20.16 Yeniliklerin evrimleşmesinde gelişimsel devrelerin yeni işlev kazanmaları. (A) kelebek "göz benekleri" sadece renklenme genlerinin değil aynı zamanda da vücut planının oluşmasında önemli rolleri olan yolak ve yeni işlev kazanmış genlerin de ürünüdür. Bunlar arasında, ileti proteinleri Hedgehog (Hh) ve Patched (Ptc), yazılım etmenleri Distalles (Dll), Spalt (Sal) ve Engrailed (En). (B) Omurgalı *Hoxa* genlerinin, tetrapod vücut uzantılarının evrimi sırasında ayrı işlev kazanması. Geçmiş zamanlarda, Hox genleri vücudun sadece anterior-posterior aksında anlatım gösterirdi. Eşleşmiş ön ve arka üyelerin evrimi sırasında yeni gen anlatımleri ve büyük olasılıkla *Hoxa9-13*'a ait yeni artırıcılar kullanılarak gerçekleşmiştir. El ve ayakların (autopod) evrimi ise başka yeni *Hoxa* gen anlatım örüntülerini içerir. (True ve Carroll 2002'den.)

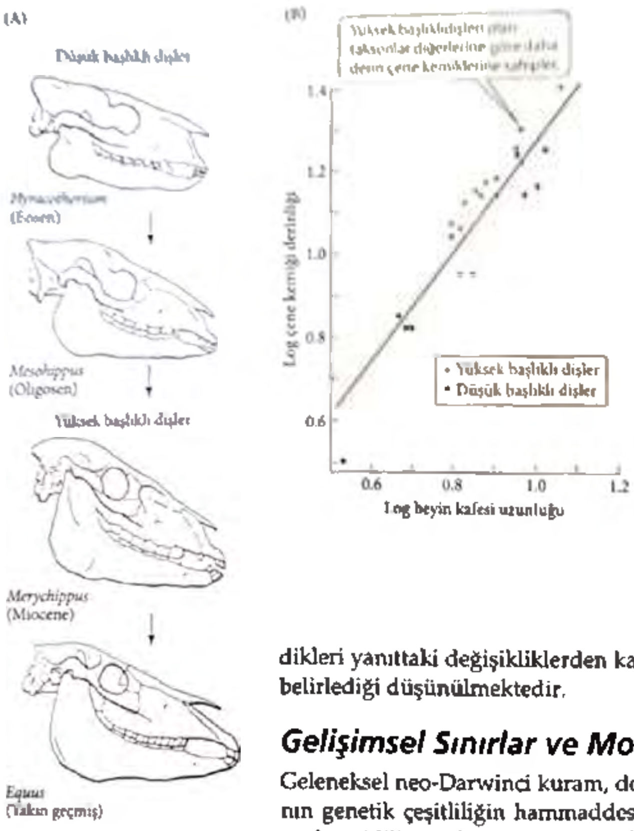
muştur. Bu genlerden biri, FSH sinyaline cevap vermede gerekli olan bir tiroit alıcı lokusuna denk gelmektedir.

Allometrinin evrimi

Allometri, vücudun değişik bölgelerinin farklı hızlardaki büyüme oranlarıdır (bkz. Bölüm 3). Şekil değişiklerini de içine alan morfolojik evrim genellikle allometride değişiklikleri içerir ki bu da bireysel vücut parçalarının büyümelerindeki ayrı gelişim zamanlamalarından kaynaklanır. Örneğin, *Hyracotherium*'dan *Equus*'a kadar at soylarında (bkz. Bölüm 4) yüz uzunluğu ve alt çeneinin (mandible) derinliği vücut iriliği ile allometrik olarak ilişkilidir ve ikisi de Eocene ile Oligocene sırasında yeni formlar ortaya çıkarken vücut büyüklüğü ile orantılı olarak artmıştır (Şekil 20.17A). Miocene sırasında, *Merychippus* otlar üzerinde otlamaya başladı ve oldukça derin bir alt çene ve göz yuvasına göre önde azı dişleri evrimleşmeye başladı (Şekil 20.17B). Çene kemiğinin derinliklerine kadar inen azı dişlerinin ortaya çıkması için bu evrimsel değişikliklerin önemli olduğu düşünülüyor. Otlar tarafından bilenen yüzeylerin aşınmasını telafi etmek için bu dişler yaşam boyunca aşağı inerler. Otların yarattığı bu aşınma, diğer bütün bitkisel besinlerinkinden daha fazladır.

Allometrik ilişkiler oldukça çabuk gelişebilir. Örneğin gübre böceği *Onthophagus taurus* erkekleri dikkat çekici bir POLİFENİZM sergiler. Küçük erkekler boynuz geliştirmezlerken belli bir vücut büyüklüğüne ulaşan erkekler boynuzudurlar ve bunları erkek erkeğe dövüşte kullanırlar.

Yirminci yüzyılın ortalarında bu böcek, Avrupa'dan Kuzey Amerika'ya ve Avustralya'ya otlaklarda hayvan gübresinin birikmesini engellemek amacıyla getirilmişti. Boynuz geliştirmek için gereken eşik büyüklük, bu iki toplumda atasal durumdan o kadar çok farklılaştı ki bu boyutta bir fark kurucu toplumlarda görülmemişti (Şekil 20.18). Yukarıda sözü edilen ayrı gelişim zamanlamasın da olduğu gibi, bu tür evrimsel değişikliklerin bazı dokuların (örneğin boynuzu oluşturacak hücreler) global sinyallere (örneğin hormonlar ve belki de besin kaynakları) ver-



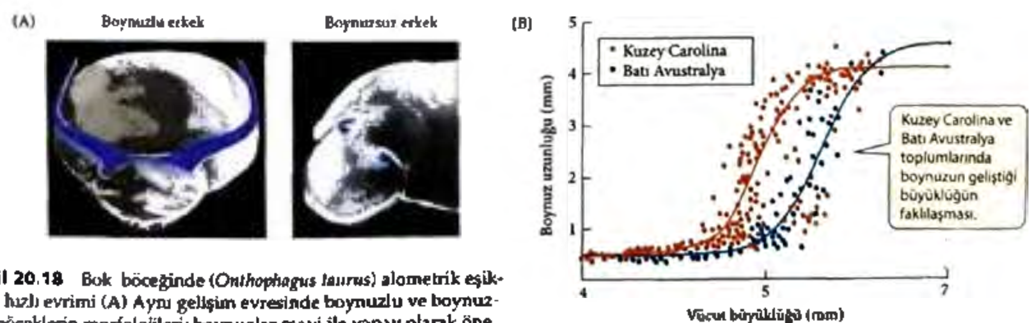
Şekil 20.17 At soylarında allometri yoluyla evrim. (A) *Hyracotherium*'dan modern atlara, (*Equus*), dört equid taksonuna ait kafatası. Yakın taksonda, (*Merychippus* ve *Equus*) yüz oldukça uzun ve alt çene derin ve arka azı dişleri göz yuvasına doğru kaymış. Bu ikisinde de yüksek-başlıklı dişler kafatasının derinliklerine kadar uzanıyor. (B) Bazı at taşıllarına ait iki ölçüm log-log grafiğinde alt çene derinliğinin vücut büyüklüğüyle (beyin kafesi bir indeks olarak kullanılmıştır) orantısız olarak büyüdüğünü gösteriyor. (Radinsky 1984.)

dikleri yanıttaki değişikliklerden kaynaklandığı ve vücut büyüklüğünü doğrudan belirlediği düşünülmektedir.

Gelişimsel Sınırlar ve Morfolojik Evrim

Geleneksel neo-Darwinci kuram, doğal seçilim, genetik sürüklenme, ve gen akışının genetik çeşitliliğin hammaddesi üzerinde nasıl etkiyerek inanılmaz düzeyde canlı çeşitliliğini oluşturduğunu açıklamaya çalışır. Ama canlıların neden bazı özellikleri oluşturmadığını ya da belli yönlerde evrimleşmediğini açıklar mı? Örneğin neden doğuran kaplumbağalar yoktur ya da neden kurbağaların ön üyelerinde dörtten fazla parmak yoktur sorularını açıklar mı? Bu tip sorular, evrim biyologlarının evrimi **sınırlandıran** öğeleri düşünmeye itmiştir. Evrim üzerinde sınırlama yaratan bir kaç değişik faktör belirlenmiştir. Bazıları evrensel olup bütün canlıları etkiler (Örneğin morfogenez sırasında yerçekiminin etkisi).

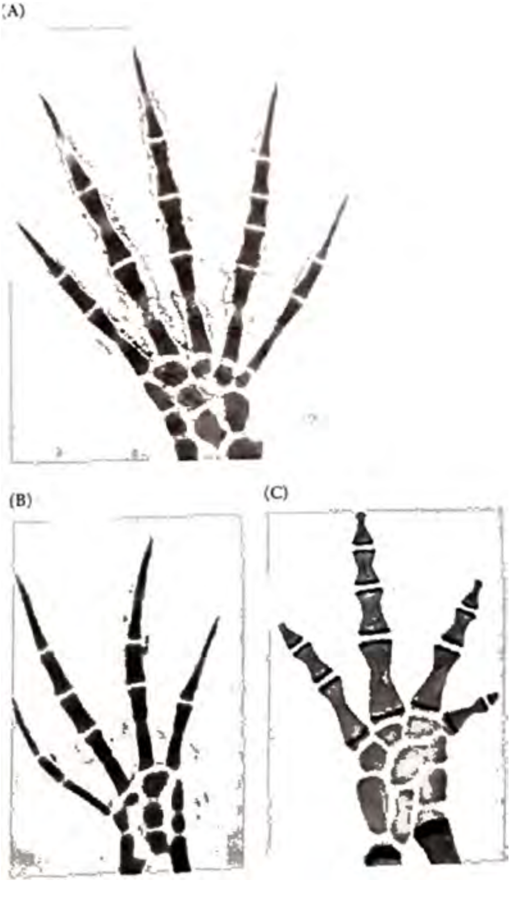
FİLOGENETİK SINIRLAMALAR olarak adlandırılan diğerleri, yerel ve sadece birbirine yakin bir grup canlıyı etkiler. Evrimin bir kaç değişik kısıtlaması vardır.



Şekil 20.18 Bok böceğinde (*Onthophagus taurus*) alometrik eşiklerin hızlı evrimi (A) Aynı gelişim evresinde boynuzlu ve boynuzsuz böceklerin morfolojileri; boynuzlar mavi ile yapay olarak öne çıkarılmıştır (B) Boynuz uzunluğu, vücut büyüklü ile dik bir eğim gösteren alometrik ilişki içindedir ve Batı Avusturalya ve Kuzey Carolina'aya sokulmuş olan toplumlar birbirinden ayrılmıştır. (A, Fotoğraflar, Doug Emlen'in İzniyle; Morzeck vd. 2002'den.)

1. *Fiziksel sınırlar.* Bazı yapılar evrimleşemezler çünkü biyolojik materyallerin özellikleri (örneğin kemikler, epidermis, DNA, RNA) buna izin vermez. Fiziksel kısıtlar, filogenetik olarak yerel olabilir. Örneğin Sinekler, oksijen ve karbon dioksiti yayılım yoluyla vücudun her yerine dallanmış olan ince tüplerden (trake) iletilirler. Oksijen ve karbondioksitin trakelerdeki yayılım hızı üzerindeki sınırlamaların, vücut büyüklüğünün üst sınırını belirleyen bir etmen olduğu düşünülmektedir.
2. *Seçilimsel (ya da işlevel) sınırlar.* Bazı yapılar bazı soylarda ortaya çıkmaz çünkü her zaman canlının zararınadır ya da var olan bir özelliğin işlevine engel olurlar.
3. *Genetik sınırlar.* Bölüm 13'de tartışıldığı gibi, genetik çeşitlilik belli bir fenotipte bulunmayabilir. Gelişim yolaklarının bileşenlerinin çeşitliliğe belli bir dayanıklılıkları vardır ve dayanıklılık sınırları da sonuçta ortaya çıkan özelliklerin çeşitlilik sınırlarını belirleyebilir. Ayrıca, iki farklı özellik eğer aynı morfogenetik yolağı paylaşıyorsa, bu yolağa ait genlerin güçlü pleitropik etkileri olacaktır. Bunun sonucu olarak da ortaya çıkacak genetik korelasyonlar,, bu iki özelliğin birbirinden ayrılarak farklılaşmasını sınırlayacaktır. (bkz. Bölüm 13). Sonuç olarak, çeşitlilikteki azlık ve genetik korelasyonlar, gelişim kısıtlanmasıyla yakından ilişkilidir.
4. *Gelişim kısıtları.* Maynard Smith vd. (1985) bir gelişim kısıtını "gelişim sisteminin dinamikleri, yapısı, özelliği ve niteliğinin yarattığı çeşitli fenotiplere eğilim" olarak tanımlamıştı. Gelişimsel kısıtlara ait olan en yaygın iki olgudan biri çeşitliliğin yokluğu (morfogenetik yetinin yokluğu, bir yapının oluşması için gereken hücrelerin, proteinlerin ya da genlerin yokluğu) ya da azlığıdır. Bir diğeri de, gelişim sırasında dokuların birbiriyle ilişkileri ya da morfolojik olaylar sırasında aynı genler ve yolaklar arası kuvvetli ilişkilerdir.

Gelişim kısıtları, laboratuvarda embriyolojik ve genetik güdümle (manipülasyon) ortaya çıkarılabilir. Klasik bir deneyde Pere Alberch ve Emily Gale (1985), semender (Ambystoma) ve kurbağada (*Xenopus*) mitozu engelleyen kolşisin maddesi ile üye oluşumunun önüne geçebilmişlerdi. (Şekil 20.19). Bu uygulama iki türde belirli parmakların oluşumunu engelledi (kurbağalarda pre-aksial, semenderde ise post-aksial parmaklar). Bu sonuçlar iki türde üye oluşumundaki farklı sıraları göstermiş oldu (şekle bkz.). Ayrıca, son oluşan üyelerin kolşisinden daha fazla etkilendikleri ortaya çıktı. Bu sonuçlar aynı zamanda da evrimsel eğilimleri de gösterdi. Evrimsel süreçte semenderler genel olarak post-aksial eklemlerini kaybederken, kurbağalar tekrar tekrar pre-aksial eklem azalmasına maruz kaldılar. Her ne kadar bu çalışmada eklem sayısı çeşitliliği yapay yoldan yaratılmışsa da, sonuçlar gelişim sistemlerinde doğal çeşitliliğin iç özelliklerle, türe özgü gelişim programları ile kısıtlandığını göstermektedir.



Şekil 20.19. Gelişim kısıtlarına kanıt.(A) Aksolotun (*Ambystoma mexicanum*) sağ arka ayağına ait bir röntgen filmi normal beş parmağı göstermektedir. (B) Aynı bireye ait sol arka ayak, üye oluşumu sırasında mitoz engelleyici bir kimyasala maruz bırakılmış. Bu ayakta post-aksial parmak oluşmamış ve bazı parmak parçaları da kontrol ayaktan daha küçük. (C) Semendere (*Hemidactylium scutatum*) ait dört parmaklı sol arka ayak, deneysel olarak işlem gören aksolot ayağıyla aynı özellikleri göstermektedir. (Alberch ve Gale 1985, fotoğraflar P. Alberch izniyle)

Aslında uygulamada seçilimsel bazı kısıtları göz ardı etmek oldukça zorsa da gelişimsel ya da genetik kısıtlar bazı evrimsel yapıları açıklamaya yardımcı olabilir.

1. *Belli soylarda bazı özelliklerin olmaması*. Örneğin viviparity (yumurtlamak yerine doğum yapmak) kertenkele ve yılanlarda evrimleşirken, deniz kaplumbağaları için yumurtları bırakmak için karaya gelmek zorunluluğunu kaldırarak avantaj yaratacağı halde evrimleşmedi (Williams 1992b).
2. *Yönlü eğilimler* (bkz. Bölüm 3), örneğin belli bir yapıya özgü artan ayrıntılar. Gelişim sistemi belli yönlerde hareket ederek belli tip çeşitliliklerin oluşmasına eğilim yaratabilir. Bu da evrimsel açıdan özel yolların seçilmesine neden olur. Örneğin bir soy hattının atasında, morfolojik bir yenilik ortaya çıkabilir. Bu atadan türeyen türlerde başka türlü evrimleşmesi mümkün olmayan bazı aşamalı yapısal değişiklikler oluşabilir. Kemikli ön boynuzlar sadece Bovidae (antilop, keçi, koyun ve sığır) gibi bir kaç memeli grubunda evrimleşti ki bunlar arasında boynuz büyüklüğü ve şekilleri çok farklıdır. Bovidlerin dallanmayan boynuzlarına karşın, Cervidae (geyik) boynuzlarında dallanma çok farklı şekillerin oluşmasına yol açtı (Şekil 20.20).
3. *Birbirinden bağımsız soy hatlarında paralel evrim*. Örneğin, birkaç *Drosophila* soyunda abdominal renklenme ve üst deri hücresi kıl morfolojisi desenleri benzer şekilde evrimleşmiştir. Gompel ve Carroll (2003) cinsiyete bağlı dimorfik renklenme ve üst deri desenlerini kontrol eden *bric-a-brac* yazılım etmeninin anlatımındaki değişikliklerin yukarıda sözü edilen özelliklerin türler arasındaki farklılıklarla ilişkilerini gösterdi. Bu buluş, büyük olasılıkla diğer renklenme ve üst deri gelişim genlerindeki çeşitliliğin sınırlı olması nedeniyle dolayı sadece bir genetik yolağın bu abdominal özelliklerin evrimi için yararlı olduğunu göstermiştir.
4. *"Standardizasyon"* ya da başlangıç döneminde morfolojik yapılarda gözlenen yüksek çeşitliliğin daha sonra taşıl kayıtlarında azalması. Böylesi bir olayın bir kaç olası açıklamasından biri **kanalizasyondur**: gelişim sitemine ait değişimle-



Şekil 20.20 Kemikli boynuzlar sadece bir kaç memeli soy hattında evrimleşmiş olan bir yeniliktir. (A) Bovidae'ye (antilop, cattle, koyun ve keçi) ait ön boynuzlar hiç dallanmadan ama inanılmaz bir form çeşitliliğiyle evrimleştiler. Soldan sağa: Afrika yabani mandası (*Syncerus caffer*), büyük Afrika ceylanı (*Tragelaphus strepsiceros*) ve Kuzey Afrika yaban keçisi (*Capra nubiana*). (B) Pek çok geyik türü (Cervidae) erkeklerinde görülen boynuzlarda da büyük çeşitlilik vardır ama bunların dallanan bir yapısı vardır. Soldan sağa: Karibu (*Rangifer tarandus*), Hint geyiği (*Muntiacus muntiacus*) ve Amerikan geyiği (*Alces alces*). (Manda,, yaban keçisi, karibu, Amerikan geyiği (mus) © Painet, Inc.; Afrika ceylanı© John Cancalosi/naturepl.com; Hint geyiği© OSF/photolibrary.com).

rin evrimleşerek en yararlı fenotipin daha güvenilir bir biçimde oluşturulması (Waddington 1942; bkz. Bölüm 13). Hemen her ökaryotik hücrede bulunan "ısı şok proteinlerinin" ya da eşlik eden proteinlerin bu olayda rol oynadıkları düşünülmekle birlikte görevleri bilinmemektedir. Bu proteinler tüm hücresel proteinlerin doğru şekilde katlanmasına yardımcı olurlar ve hücreler ısı şoku ya da enfeksiyon gibi çevresel zorluklar yaşadığında bu proteinler yüksek oranlarda anlatım gösterirler.

5. *Uzun evrimsel dönemler boyunca durağan olan morfolojiler.* Evrimsel değişiklik olmamasının pek çok sebebi olabilir, bunlardan biri de gelişimsel kısıtlamalardır (bkz. Bölüm 21).
6. *Yüksek taksonlarda dölet aşamalarındaki (embriyolojik aşamalardaki)i benzerlikler.* Bu tip benzerlikler, erken gelişim dönemlerini koruma gereğiyle, bu olaylara bağlı olan ileri gelişim aşamalarını aksatmamak amacıyla ortaya çıkmış olabilir (Riedl 1078). Von Baer kanunu (bkz. Şekil 3.12) gelişimsel kısıtlamaların sonucu olabilir. Örneğin pek çok "ilkel" omurgalının yaşamları boyunca sahip oldukları notokord, "modern" omurgalıların post-embriyonik dönemlerinde neredeyse tamamen yok olur. Ama notokord modern omurgalıların döletlerinde merkezi sinir sistemi dokularının oluşumunda gereklidir.

Kısa Dönem Morfolojik Evrimin Gelişimsel Genetiği

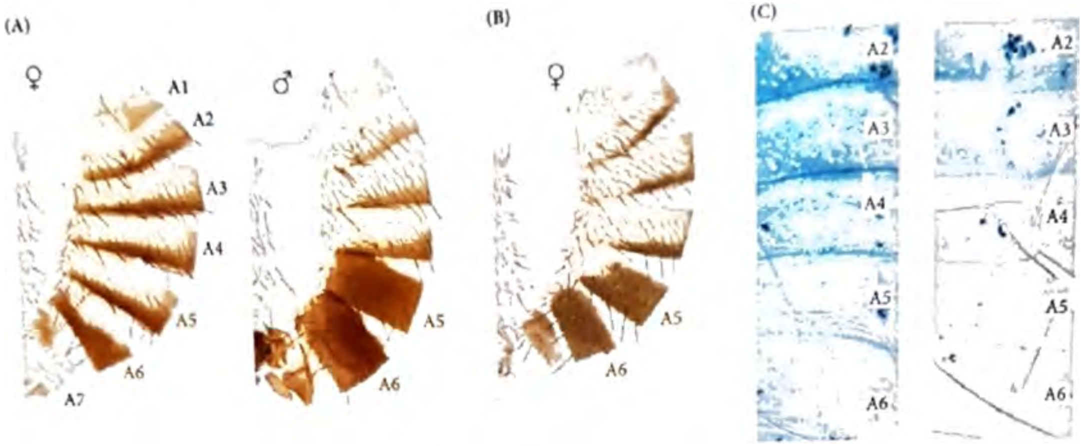
Morfolojik yenilik ve çeşitlilik tür içindeki çeşitlilik ve birbirine yakin türler arasındaki farklılıklardan ortaya çıkar. Bu çeşitliliğin çoğu çok genli olup, nicel özellik lokusları (quantitative trait loci, QTL) haritalaması yöntemiyle çalışılabilir (bkz. Bölüm 13). Bu tür değişikliklerden sorumlu olan gen ve alel çeşitleri (yani *cis*-düzenleyici ya da amino asit şifreleyen diziler) EGB araştırmacıları için özellikle ilginçtir. Birkaç QTL çalışmasının işaret ettiği bazı genler, türler arasındaki morfolojik farklılıklarda gelişim düzenleyici lokusların sıklıkla yer aldığını göstermektedir. Bu lokuslara örnek olarak yukarıda sözü edilen genlerden *Ubx* gibi gelişimsel rolleri olan genleri gösterebiliriz. Yani, bu tip genlerin önemli gelişimsel görevleri, kısa-dönem evrimsel değişikliklerde görev almalarını engellemez. Bu genlerin düzenleyic, bölgelerinde amino asit sıralamasının sıklıkla değişikliğe uğradığı bildirilmiştir. Bu da gen düzenlenmesinde çeşitliliğin morfolojik evrim açısından önemini doğrulamaktadır.

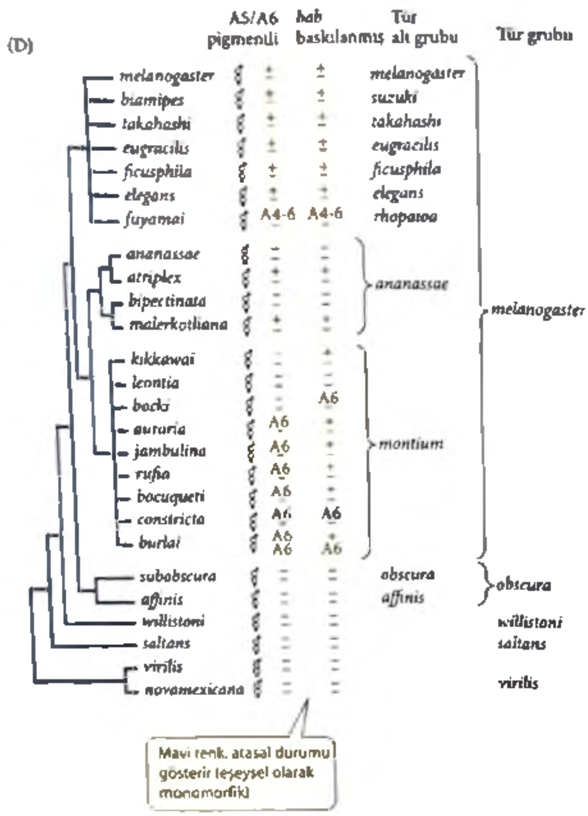
Drosophila melanogaster'deki kıl sayısında oluşan doğal çeşitlilik kısmen, hücre iletişim ve yazılım proteinlerine ait düzenleyici dizilerde bazı nüklotidlerinin yerlerini almasından kaynaklanmaktadır (Lai vd. 1998, 2000).

Yakın türler arasındaki düzenleyici farklılıklarına örnek *bric-a-brac (bab)* genidir. Bu gen Drosophila'da eşeye bağlı dimorfik renklenmeden ve kütikül morfolojisinden sorumlu olup *D.melanogaster*'de karın bölgesinin renklenmesine yol açan bir QTL ile ilişkilidir (Kopp vd. 2003).

Eşeye bağlı dimorfik karın renklenmesi, *melanogaster* tür grubunun *obscura* türleri grubundan ayrılmasından sonra bir kez, evrimleşmiştir. *melanogaster* grubunda *bab*, dişilerde posterior karın bölgesinde anlatım göstererek erkek renklenme deseninin gelişmesini engeller. Erkeklerde ise, *bab* anlatımsi baskılanarak renklenme oluşması sağlanır (Şekil 20.21A-C). Fakat bununla birlikte, *montium* soyuna (*melanogaster* grubuna ait alt grup) ait türlerde *bab* anlatımsi erkeklerde baskılanmış olmasına rağmen genellikle eşeye bağlı renklenme görülmez ama bu gen bu grupta renklenme yerine sekse bağlı dimorfik karın bölgesi kütikül deseninden sorumlu olabilir (Şekil 20.21D). *D.melanogaster*'den elde edilen gelişim genetiği verilerine göre *bab* geninin rolü karın bölgesindeki bölütlerde eşeye bağlı dimorfizm yaratmaktır. Bunu da karın bölgesindeki anterior-posterior bölgelerdeki bilgileri bütünleştirerek yapar ki bu, Hox geni *Abdominal B (AbdB)* ve eşeye bağlı kimliği belirleyen yazılım etmeni *doublesex (dsx)* anlatımsi ile de uyum içindedir.

Kopp vd. (2000), *melanogaster* ve *obscura* soylarının yaklaşık 25 milyon yıl önce birbirinden ayrılmasından sonra, *bab* anlatımının yazılım açısından düzenlen-





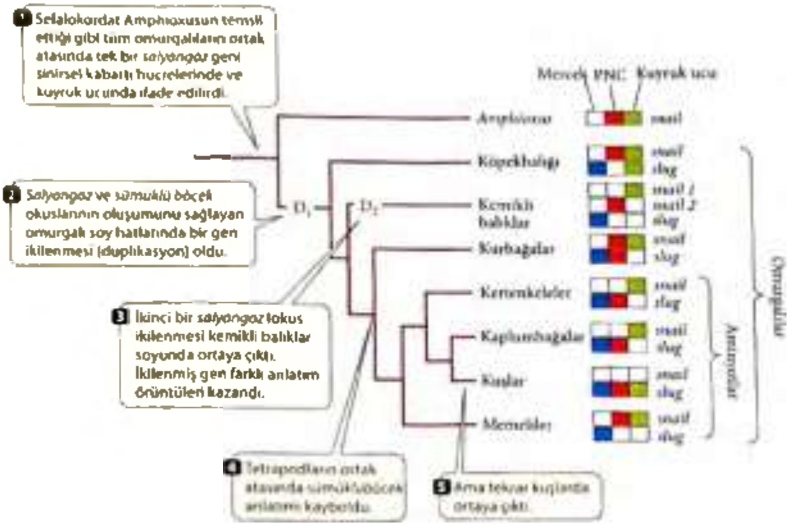
Şekil 20.21. *Drosophila*'da eşeye bağlı dimorfik karın renklenmesinde *bric-a-brac* (*bab*) geninin anlatımının rolü. (A) Yabanıl tip dişi ve erkek *D.melanogastere* ait abdominal kütikül, beşinci (A5) ve altıncı (A6) abdominal bölütlerdeki renklenme farkları görülmektedir. (B) *bab* geni mutantı bir dişi, A5 ve A6da erkeğe özgü renklenme gösterir. (C) gösterge bir yapı bab anlatımını (mavi) gelişmekte olan dişi (solda) ve erkek (sağda) abdomenlerinde göstermektedir. Erkekteki A5 ve A6da *bab* anlatımının eksikliğine dikkat ediniz. (D) eşeysel olarak dimorfik *bab* anlatımı eşeye bağlı dimorfik abdominal renklenme ile ilişkili. + ve – işaretleri eşeye bağlı dimorfik A5 ve A6 renklenme varlığını ya da yokluğunu simgeler. Sağdaki kolonda, a+ işareti A5 ve A6 bölütlerinde *bab* anlatımının bastırılmasını gösterir. Turuncu renk eşeysel olarak dimorfik abdominal renklenme ve *bab* anlatımı açısından ilişkili türleri gösterir. Sarı ise, erkeklere özgü azalmış *bab* anlatımı ama erkeğe özgü renklenme eksikliği olan türleri gösterir. Mavi, abdominal renklenme ve *bab* anlatımı açısından monomorfik türleri gösterir (atasal durum). (Kopp vd. 2000, fotoğraflar A. Kopp ve S. Carroll izniyle).

mesinin *AbdB* ve *dsx* iletileriyle bütünleştiğini (büyük olasılıkla *cis*-düzenleyici DNA'daki değişikliklerle) öne sürmüşlerdir.

Gen Düzenlenmesi Evriminin Moleküler Genetik Tabanı

Gen ikilenmesi ve nükleotid yer değiştirmelerinin gen düzenlenmesi çeşitliliğine katkıda bulundukları karşılaştırmalı gen anlatımı çalışmalarında gösterilmektedir. Örneğin, omurgalılarda *salyangoz* ve *sümüklüböcek* genleri tüm omurgalıların atası olan bir omurgasız ataya ait bir genden gen ikilenmesi yoluyla evrimleşmiştir. Bu omurgasız atanın gelişimsel açıdan Cephalochordat *amphioxus*'a (omurgalıların yaşayan akrabaları) benzer olduğu düşünülmektedir.

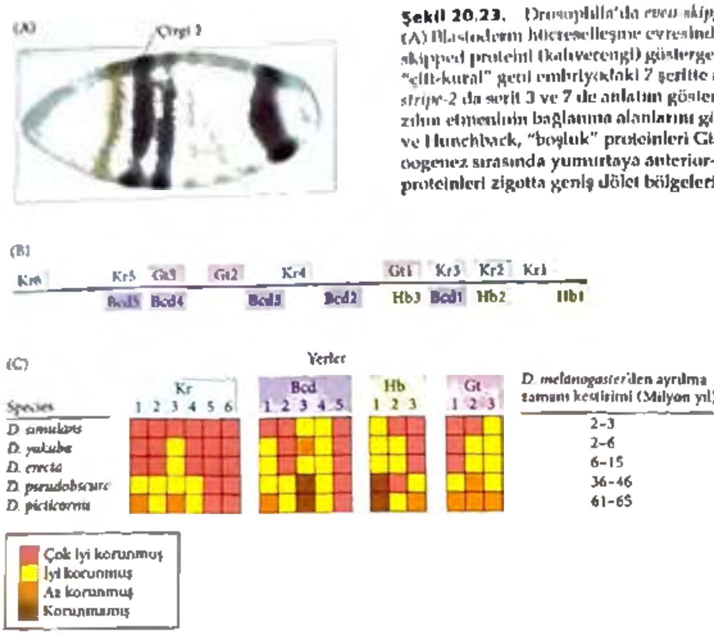
Omurgalılarda ve omurgasızlarda, dölet oluşumu sırasında mezodermin ortaya çıkışında ve sinirsel gelişimde rolleri olan salyangoz gen ailesi (hem *salyangoz* hem de *sümüklüböcek* bu gruba dahildir) tarafından şifrelenen proteinlerin işlevleri



Şekil 20.22 Omurgalı gelişiminde *salyangoz* ve *sümüklüböcek* genlerinin rollerinin evrimi. Renkli semboller salyangoz ve sümüklüböcek lokuslarının, gelişen göz merceğinde, göç öncesi sinirsel kabartı hücrelerinde (premigratory neural crest cells) ve kuyruk ucundaki anlatımlarını gösterir (Locascio vd. 2002.)

evrim boyunca korunmuştur. Amphioxus ve omurgalıları içine alan soy hattında, *salyangoz* ve *sümüklüböcek* anlatımı ortaya çıkarak göz merceği, kuyruk ucu ve göç öncesi sinirsel kabartı hücreleri (PNC, premigratory neural crest cells, bu epidermal hücreler sinirsel kabarı bölgesinde ortaya çıkar, vücudun farklı bölgelerine göç ederek pigment hücreleri, yüz ve çene dokusu gibi çok farklı dokulara çeşitlenirler) gelişiminde yeni roller edindiler. Yakın zamanda Locascio vd. (2002) omurgalılarda mercek gelişiminde *sümüklüböcek* anlatımının korunmuş olmasına rağmen, PNC ve kuyruk ucu hücrelerinde *salyangoz* ve *sümüklüböcek* genlerinin rollerinin oldukça değişmiş olduklarını gösterdi (Şekil 20.22). Örneğin, kuşlar kuyruk ucunda *salyangoz* anlatımını kaybedip *sümüklüböcek* anlatımını kazanırken, memeliler PNC ve kuyruk ucunda *sümüklüböcek* anlatımını gösterir ve iki dokuda da *salyangoz* geni anlatımını göstermez Bu düzenleyici evrim örüntüsü basit bir ikilenme-çeşitlenme modeline uymaz (bkz. Bölüm 19). Özellikle de tavuk örneğinde, çünkü omurgalı tarihinde çok önceden kaybolmuş kuyruk ucu *sümüklüböcek* anlatımı tavukta yeniden etkinleştirilmiştir. Locascio vd., az rastlanan bir olayın, örneğin kromozomlar arası parça değişiminin (translokasyon) sonucu olarak düzenleyici bölgelerin kuşların kuyruk ucunda *sümüklüböcek* anlatımını ortaya çıkarmış olabileceğini öne sürmektedir.

Yakın akraba türlerle yapılan moleküler evrim çalışmaları, artırıcı bölgeleri korunmuş olsa bile, bu bölgelerdeki bağlanma alanlarının büyük olasılıkla etkisiz ya da neredeyse etkisiz denebilecek nükleotid değişimleriyle sürpriz şekillerde değişebileceğini göstermiştir. Çarpıcı bir araştırma programı kapsamında, Michael Ludwig, Martin Kreitman vd. (Ludwig ve Kreitman 1995; Ludwig vd. 1998, 2000) bölüt oluşumu için gerekli olan bir yazılım etmeni *even-skipped* genine ait *cis*-düzenlenme dizilerini *Drosophila* türlerinde dizi ve işlev açısından farklılıklarını incelediler. *Drosophila melanogaster*'de *eve stripe*-2 adındaki bu 670 bazlık artırıcı, yabanıl tip embriyolarda yedi şeridin ikincisinde *even-skipped* geninin anlatımını yönetmek için gerekli ve yeterlidir (Şekil 20.23A). Bu artırıcı bölgesinde yazılım etmenlerinin bağlanması için 17 alan vardır. Bu yazılım etmenleri aşamalı olarak anterior-posterior bölgelerde anlatım gösteren dört gen tarafından şifrelenir. Etkinleştirme ve baskılama yolluyla *even-skipped* şeritlerinin net sınırları belirlenmiş olur (Şekil 20.23B).



Şekil 20.23. Drosophila'da *even-skipped stripe 2* (*eve stripe-2*) artırıcının evrimi. (A) Blastoderm hücreselleşme evresinde hücreler *eve stripe-2* (mavi) ve Even-skipped proteini (kahverengi) gösterge yapılar ile boyanmış. *even-skipped* (*eve*) "çift-kural" geni embriyodaki 7 şeritte atlayan bölütlerde anlatım gösterir. *eve stripe-2* da şerit 3 ve 7 de anlatım gösterir. (B) *eve stripe-2* artırıcı üzerindeki 4 yazılım etmeninin bağlanma alanlarını gösterir. Şema: Anasal etki proteinleri Bicoid ve Hunchback, "boşluk" proteinleri Giant ve Kruppel. Anasal etki proteinleri oogenez sırasında yumurtaya anterior-posterior aşamalı olarak yerleşir. Boşluk proteinleri zigotta geniş dölet bölgelerinde anlatım gösterir ve *eve* ve diğer çift-kural genlerinin anlatımlarını yersel anlamda düzenler. Bicoid ve Hunchback, *eve* yazılımını arttırırken Giant ve Kruppel ise yazılımı azaltır ya da baskılar. (C) Drosophila türleri arasında *eve stripe-2* artırıcıda yazılım bağlanma alanlarının korunması ve evrimleşmesi. 17 bağlanma alanına sahip D.melanogaster eve stripe-2 dizisi için oluşturulmuş sisteme göre yazılım bağlanma alanları numaralandırılmıştır. Sağdaki kolon her türün *D. melanogaster*'den tahmini ayrılma zamanını gösterir. Daha uzaktan akraba olan türlerde bağlanma alan dizileri ya yok ya da az korunmuştur. (Carroll vd. 2001).

Kreitman'in grubu 5 *Drosophila* türüne ait *eve stripe*-2 dizisini inceleyerek bu bağlanma alanlarının sayılarını ve konumlarını incelediler. Buna ek olarak türlere ait bu artırıcının işlevleri transgenik *D. melanogaster*'lerde incelendi. Sürpriz bir şekilde, 5 türe ait dizilerin hepsi doğru şeritlerde gen anlatımını sağlamasına rağmen, bu 17 bağlanma alanından sadece 3'ünün dizisi her 5 tür içinde mükemmel şekilde korunmuştu (Şekil 20.23C). Hatta bu bağlanma alanlarından ikisi, birbirine daha uzak olan iki türde yoktu bile. Ludwig ve Kreitman *eve stripe*-2 artırıcının görevinin, bu bölgedeki her birimin kendi bağımsız görevleri korunduğu için mi yoksa bazı bölgelerdeki değişikliklerin başka diğer değişikliklerle (yani tüm bölgenin birlikte evrimleşmesi, co-evolution) telafi edilerek mi korunduğunu merak etmişlerdi. İki farklı *Drosophila* türüne ait DNA kullanarak bir artırıcı oluşturdular. Bu kimera artırıcı, transgenik *D. melanogaster*'a yerleştirildiğinde kendine has şerit seklinde *even-skipped* gen anlatımı görülemedi. Bu da, kimerik artırıcıların normal yazılım etkinliği görevini yerine getiremediğini gösterdi. Bu nedenle görünen odur ki her tür içinde artırıcı dizi uyumlu bir şekilde evrimleşerek işlevini koruyabilmiştir.

Sabitlenme sonucu (seçilim ya da sürüklenme yoluyla), artırıcıda bir nükleotid değişimi, şerit oluşumunda ufak bir değişikliğe yol açtıysa, şerit anlatımını sağlamak için artırıcının başka bir yerinde telafi amaçlı bir değişiminin oluşması için secici bir baskı oluşmuş olabilir.

Homo sapiens EGB'sine Doğru

Evrimsel gelişim biyolojisi alanı gelişirken, en etkileyici çabalardan biri örneğin, bizim büyük beynmiz, kraniofasiyel (kafatası ve yüzle ilgili) morfoloji, omurga, üyeler ve parmaklar, azalmış kıl örtüsü ve tabi ki kompleks davranışsal ve kültürel özelliklerimiz gibi insani insan yapan özelliklerin gelişimsel genetik ve evrimsel mekanizmalarının ortaya çıkarılması olacaktır (Carroll 2003'de özetlenmiştir). Model canlılardan elde edilen bilgiler, insan soyunda yeni ortaya çıkan pek çok özelliğin birkaç ya da daha fazla gene bağlı olduğunu ortaya koymuştur. Karşılaştırmalı genomik veriler, primat ve memeli akrabalarımızla paylaştığımız gelişimsel

ve yapısal proteinlerin düzenlenmesinde DNA düzeyindeki pek çok değişikliğin sorumlu olduğunu göstermektedir. Muhafazakar bir bakış açısına göre, insan ve şempanze genomlarında tek kopya nükleotid dizinlerindeki farklılık yüzde 1,2 dir. (Chen ve Li 2001, ayrıca Britten 20022). İnsan genomunun 3×10^9 baz olduğu ve bahsi geçen farklılığın yarısının (yani %0,6) insanda ortaya çıktığı düşünülecek olursa, şempanze ile ortak atamızdan 19 milyon bazlık bir farklılık gösteriyoruz. Yaklaşık 30.000 protein şifreleyen gen ve bunların ortalama 400 amino asit uzunluğunda olduğunu düşünecek olursak, bu 18 milyon bazdaki değişikliğin %1,5"i (270,000) protein şifreleyen bölgelerde olacak ve bunların yaklaşık 200.000 tanesi amino asit değişikliklerine yol açarken geri kalanları ise eşanlamlı değişiklikler olacaktır (Carroll 2003). Bu rakam aslında gerçek değerinden daha fazla olabilir çünkü aslında şifreleyen bölgelerde şifrelemeyen bölgelere göre daha az farklılık olması beklenir.

Uyumsal evrim boyunca insan morfolojik ve davranışsal özelliklerinin ortaya çıkması için bu amino asit yer değiştirmelerinin ya da potansiyel DNA düzenleyici dizinlerindeki milyonlarca farktan hangilerinin önemli olduğunu anlamak sadece insan ve şempanze genomlarını dizmekten çok daha büyük bir görev olacaktır. Karşılaştırmalı genom bilim ve gen anlatımı DNA yongası (microarray) çalışmalarının sonuçları insanlarla şempanzelerin birbirinden ayrılması konusunda inanılmaz bilgiler sağlamaktaysa da, özel uyarlanmalarla ilgili sorularımızın cevapları ancak özellik ve gen bazındaki çalışmalarla anlaşılabilecektir. Bu bilgiler sadece evrimsel biyologlar için değil aynı zamanda da tıp ve eczacılık bilimi alanlarındaki araştırmacılar için de çok önemli bir bilgi olacaktır. İnsan özelliklerinin genetik tabanına ait ilk ipuçlarını, insan çeşitlilikleri, genetik hastalıklar, fare gibi model canlılardaki gelişim çalışmaları sağlamıştır.

İnsan EGB'sinin ışık tutacağı ve uzun suredir merak edilen önemli sorulardan biri insan türü içindeki çeşitliliğe yol açan özelliklerin aynı zamanda büyük ve kuyruksuz maymun kuzenlerimizden bizi ayıran özelliklerle aynı olup olmadığıdır. Bu tür bir evrimsel bilginin tıp ve insan gelişim biyolojisi alanlarındaki gelişmelerle birlikte gerçekleşmesi beklenmelidir.

Özet

1. Evrimsel gelişim biyolojisi (EGB) karşılaştırmalı dölet bilim (embriyoloji) ve gelişim genetiği verileriyle morfolojik evrim ve toplum genetiği kuramını kaynaştırır.
2. Filogenetik benzeşiklik, biyolojik benzeşiklikten farklı olabilir. Biyolojik benzeşiklik kavramı yapıların genetik ve gelişimsel bilgilerinin dikkate alınması gerektiğini kabul eder.
3. Çok hücreli canlılarda morfogenezden sorumlu olan pek çok gen ve gelişimsel yolaklar geniş filogenetik sınıflarda korunmuşlardır. Bu da, çok hücreli canlılarda büyük çeşitliliğin büyük oranda genlerden ve gelişim yolaklarından oluşan bir "alet çantası"nın farklı kullanımlarına işaret eder.
4. Gelişim yolaklarından sorumlu olan genler arasında ileti (sinyal) proteinleri, yazılım etmenleri ve yapısal genler vardır. Doğada gözlenen fenotipik çeşitliliğin çoğunun altında ileti yolakları ve yazılım etmenleri, ve yazılım etmenleri ve hedefleri arasında bulunan düzenleyici bağlantılardaki evrimsel değişikliklerin yatığına inanılmaktadır.
5. Vücut yapıları arasındaki birimsellik, gen üzenlenmesindeki birimsellikten dolayı oluşan bölüte özgü örüntü mekanizmalarıyla sağlanır. Bu, vücudun farklı yerlerinde ve farklı gelişim aşamalarında genlerin birbirinden bağımsız olarak düzenlenmesini sağlar.
6. Artırıcı ya da *cis*-düzenleyici öğeler olarak bilinen şifrelemeyen DNA dizileri, gelişen vücudun değişik yerlerinde bulunan yazılım etmenleri genlerin birbirinden bağımsız şekilde anlatım göstermesini sağlar. Gen anlatımındaki farklılıkların evrimleşmesi çoğunlukla bu artırıcıların evrimleşmesinden kaynaklanır.
7. Evrim sırasında yeni morfolojik özelliklerin ortaya çıkması için gereken işlevler genlerin ve gelişim yolaklarının seçilmiş ve toplanmış olmasıdır. Bu işlem ikilenmiş genlerin düzenlenmesinin, işlev ve anlatım örüntülerinin evrimsel farklılıklarından ortaya çıkar.
8. Türler arasındaki farkların çoğunluğu, göreceli vücut bölümlerinin farklı bölgelerinin göreceli gelişim hızları ya da belli yaşam aşamalarında geçirdikleri sürelerin heterokro-

nik ve allometrik değişikliklerinden kaynaklanır. Vücudun faklı bölgelerinde ve aşamalarında morfogenezin birimsel olması bu tip değişiklikleri mümkün kılar.

9. Evrimsel kısıtlar bazı evrimsel yönlerin belirlenip diğerlerinin kaybolmasına yol açabilir. Gelişim sistemlerinin morfolojik evrim üzerinde bazı kısıtlamalar yarattığı düşünülmektedir. Bu kısıtlar bazı kladlara özgü olabilir (diğer bir deyişle filogenetik olarak yerel olabilir).
10. Kısa dönem evrimin (diğer bir deyişle, tür içinde ve yakın akraba türlerde) gelişim genetiği EGB'sine ait canlı bir araştırma alanıdır. Bazı çalışmalar, gen düzenlenmesindeki bazı değişikliklerin kısa dönem morfolojik evrim açısından önemli olduğunu ortaya koymuştur.
11. Genlerin artırıcıları, yeni yazılım etmenleri, bağlanma alanları kazanımı ya da kaybı ile sonuçlanan yavaş nükleotit değişimleri ile ya da gen ikilenmeleri, ya da genlerin genom içindeki hareketleri (transpozisyon) ya da diğer genom düzeyi işlemlerle evrimleşebilir. Şu anda bu tip değişikliklerin göreceli önemleri tam olarak bilinmemektedir.

Terimler ve Kavramlar

artırıcı (enhancer)
ayrı işlev kazanma (co-option)
biyolojik benzeşiklik kavramı
***cis*-düzenleyici elemanlar**
çapraz-düzenlenme (trans -regulation)
düzenleyici birimsellik
ektopik anlatım
ekzaptation
evrimsel gelişim biyolojisi (EGB)
gelişim devreleri
gelişim yolakları
hedef genler
homeobox
homeobox genleri
homeodomain
Hox genleri
kanalizasyon
kısıtlar
promoter
toplama (recruitment)
yazılım etmenleri

İleri Okuma Önerileri

Evrim biyologlarının gelişim üzerine ilgileri, 1970'lerde Stephen Jay Gould sayesinde yeniden canlandı. Gould, aynı zamanda konunun tarihçesini *"Ontogeny and Phylogeny"*'de (Harvard Üniversitesi Baskısı, Cambridge, MA, 1977) yazdı. Mükemmel ve kolay okunabilir tarzıyla, S. B. Caroll, J.K. Greiner ve S.D. Weatherbee'nin *"From DNA to diversity: Molecular genetics and the evolution of animal form"* (ikinci baskı, Blackwell Science, Malden, MA, 2005) kitabıyla gen anlatımı odaklı gelişim biyolojisi ve evrim konularına giriş yapılabilir. A. S. Wilkins'in (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002) *"The evolution of developmental pathways"* kitabı ise daha kapsamlı bir kaynaktır.

EGB'nin kurucularından biri olan Rudolph A. Raff, konuyu daha erken tarihlerde önemli bir kitap olan *"The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form"* 'da (Chicago Üniversitesi Baskısı, Chicago, 1996) ortaya koymuştur. Bir gelişim biyoloğu olan E. H. Davidson'un da görüşleri bu alanın şekillenmesinde çok önemli olmuş ve bunları *"Genomic regulatory systems: development and evolution"* (Academic Press, San Diego, 2001) kitabında açıklamıştır.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Türler arasında allometrik özelliklerin kuvvetli bir korelasyon göstermesi, bu özelliklerin gelişimsel olarak kısıtlandığını ve bağımsız olarak değişemeyeceğine dair kanıt oluşturur mu? Bu korelasyon başka nasıl açıklanabilir?
2. Bir gelişimsel genetik mekanizmayla atadan eş kökenli seri benzeşik yapıların farklılaşmaya başladığı diğer bir deyişle bireysel kimlik kazadığını açıklayan bir hipotez geliştirin.
3. *Ubx* geninde olduğu gibi eğer mutasyonlar tek bir aşamada büyük morfolojik değişikliklere yol açabiliyorsa neden çoğu evrim biyologu, evrimin devamlı ve ufak aşamalarla oluştuğu fikrini savunur?
4. Belli bir organ ya da vücut parçasının birimselliği (modularity) nasıl evrimleşebilir? Canlının tümü yerine sadece belli yerlerdeki büyümeyi ne tip seçilimsel baskılar sağlayabilir?
5. Karmaşık morfogenetik işlemleri gerektiren yapıların evrimsel süreç boyunca kazanılmasını mı kaybolmasını mı beklersiniz? Bu soruyu göz benekleri ya da beslenme için

gelişmiş özel yapılar gibi karmaşık parçaları olan ama filogenetik açıdan ilişkili olan canlılar için nasıl değiştirebilirsiniz?

6. ayrı zamanlı (heterokronik) bir değişiklik (örneğin bir böceğin larval gelişim döneminde gelişim hızının artmasıyla daha kısa bir larval döneme geçiş) ya da özel bir vücut parçasındaki bir yenilik (örneğin kanatta oluşan yeni bir renklenme noktası) DNA düzenleyici dizilerindeki nasıl bir değişimle mümkün olabilir? Gelişim sisteminin ne tür uzay ve zaman boyutlarındaki (spatio-temporal) bileşenlerinin bu iki durum için önemli olmasını beklersiniz? Bu tip evrimsel değişikliklerden sorumlu olabilecek aday genler (yazılım etmenleri, ileti proteinleri, hormonlar) hangileri olabilir?
7. Evrimsel bir şekil değişiminden ne tip gelişim mekanizmaları sorumlu olabilir? Örneğin yarasaların parmaklarının vücutlarına göre diğer memelilerden çok daha uzun olmasına ne yol açmış olabilir? Bu konuda bilimsel araştırma makaleleri bulabilir misiniz?
8. Bir soy atasal bir özelliği kaybettiğinde (Felidae'da ikinci azı dişinin kaybolması gibi; bkz. Şekil 20.7) nasıl bu soydan türeyen diğer canlılarda, örneğin vaşak, bu kaybolan özellik yeniden kazanılabilir? Ne gibi ekolojik ve toplum düzeyindeki etmenler bir özelliğin yok olmasını sağlar? Ve ne gibi etmenler bu özelliğin morfogenezi için gerekli olan gelişim yolaklarının korunmasında ya da geri kazanılmasında rol oynayabilir?

Büyük Ölçekli Evrim: Tür Düzeyinin Üzerindeki Evrim

21



Yapısal değişimler işlevdeki değişimler ile birlikte ilerler. Afrika fili (*Loxodonta africana*) öylesine iyi tanınır ki beslenmeden çok gösteri ve savunma için kullanılan uzun ve sivri olan kesici dişleri ve kavrama yeteneğinde olan bir el ile sonlanan bir kol gibi işlev yapan burnuyla bir hayvan olarak ne kadar olağanüstü olduğunu unutmak kolaydır. Taşıl kayıtlar bu özelliklerin kademeli olarak evrimleştiğini gösterir. (Photo © Mike Wilkes / naturepl.com)

Evrim olgusu genellikle **küçük ölçekli evrim** (mikroevrim) (çoğunlukla tür içerisinde oluşan süreçler anlamında) ve "tür düzeyinin üzerindeki evrim" olarak tanımlanan **büyük ölçekli evrime** (makroevrim) ayrılır. "Büyük ölçekli evrim"in farklı yazarlara göre çok az farklı olan anlamları vardır. Stephen Jay Gould (2002, s. 38)'a göre "türün kökeninden yukarıya evrimsel olgubilimini ifade eder. Bu olgular, Bölüm 7'nin konusu olan ortaya çıkış modelleri, yok oluş ve daha yüksek taksonların çeşitliliğini içerir. Diğer yazarlara göre makroevrim büyük fenotipik değişikliklerin evrimi ya da daha yüksek taksonları oluşturan özelliklerin ortaya çıkışı ile sınırlıdır (örneğin, Levinton 2001). Nasıl tanımlanırsa tanımlansın, makroevrimsel çalışmaların temel konusu yaşayan canlılarda çalışılabilen genetik ve ekolojik süreçlerde ya da genellikle paleontolojik ve karşılaştırmalı filogenetik çalışmalar ile gösterilmiş ve evrimsel sürecin uzun dönemleri boyunca gelişmiş olan modelleri içerir. Böylece, evrimleşmenin ne kadar hızlı oluştuğunu, onun hızını neyin belirlediğini, yüksek taksonları birbirinden ayıran farklılıkların yavaş mı yoksa aniden mi oluştuğunu, yeni özelliklerin hangi mekanizmalar ile ortaya çıktığını ve yaşam tarihinde büyük akımların ya da herhangi bir çeşitte ilerlemenin olup olmadığını öğrenmek isteriz.

Makroevrim ile ilgili modern çalışmaların pek çoğu evrimleşmenin yönünü ve hızını taşıl kalıntılarından belirlemeye odaklanmış bir paleontolog olan George Gaylord Simpson (1947, 1953) ve evrimsel örüntüleri karşılaştırmalı morfolojiden faydalanarak çıkarmış bir zoolog olan Bernhard Rensch'ın (1959) geliştirdiği ilkelerden köken almaktadır. Eşzamanlı makroevrimsel çalışmalar, taşıl kalıntıları, evrimsel değişikliklerin filogenetik modelleri, evrimsel gelişim biyolojisi ve genetik ve ekolojik olayları algılamamız gibi konulara eğilmektedir.

Evrimleşme Hızları

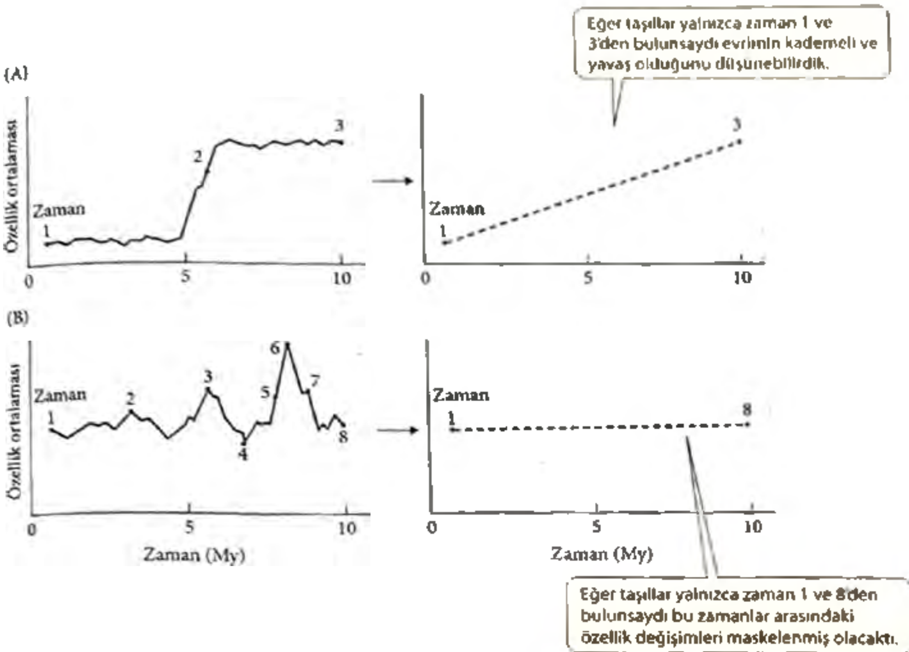
Bölüm 4 ve 7'de belirttiğimiz gibi, evrimleşme hızı oldukça değişkendir. Evrimleşme hızları konusunda öncülük eden Simpson (1953), tek tek özelliklerin ya da özellik komplekslerinin evrimleştiği hızlardan (kendisi FILOGENETIK HIZLAR olarak adlandırmıştır), farklı özellikli taksonların kök aldığı, yok olduğu ya da birbirlerinin yerini aldığı TAKSONOMIK HIZLAR'dan ayırmıştır. Örneğin, Steven Stanley (1979), senozoik devirde tür içi çeşitlilikte üstel olarak artmış çeşitli dalları analiz etmiştir. Çok hızlı yayılım gösteren gruplar arasında, Miyosen'de ortaya çıkan ve tür sayısının iki katı olması için sırası ile 1.98 milyon yıl ve 1.24 milyon yıl almış farklı gruplar olan murid kemirgenler (fareler ve sıçanlar) ve kırbaç yılanları(Colubridae) bulunmaktadır. Bu hızlar, her bir kemirgen türünün, ortadan kalkmadan ortalama olarak 2 milyon yıl içerisinde türleşeceğini söylemektedir (her bir türün iki "kardeş türe" bölünmesi gibi düşünülürse). Bu zaman aralığı, yaşayan canlıların akraba türleri için genetik farklılıklardan yola çıkılarak hesaplanmış olan türleşme için gereken zamanla yaklaşık olarak aynıdır hatta daha fazladır (bkz. Bölüm 16). Dolayısıyla, türleşme başına 1 ya da 2 milyon yıllık süre, çok hızlı çoğalan gruplar da bile muazzam çeşitliliğin evrimi için gereğinden fazladır.

Özellik evriminin hızları

Bireysel özellikler büyük oranda farklı olan hızlarda evrimleşir (bkz. Bölüm 4 ve 13). İlkel at *Hyracotherium*'un diş boyutunda olduğu gibi taşıllaşmış soy hatlarındaki pek çok özellik, (bkz. Şekil 4.23), Eldredge ve Gould (1972)'un **kesintili denge** olarak isimlendirdikleri modeli gösterir: çok hızlı değişimlerin kısa bölümleri ile ara verilmiş az değişimli (ki **durağanlık** olarak isimlendirilir) uzun dönemler (Şekil 21.1a, sol panel). Bu kısa dönemler sırasında (yüz binlerce yıl), kuşak başına değişim hızı son birkaç yüzyıl içinde yeni seçilim baskıları ile değiştirilmiş olan özellikler için ölçülen hızlarla yaklaşık olarak benzerdir (bkz. Bölüm 4). Bununla birlikte daha uzun zaman araları (milyonlarca yıl) boyunca, birçok özelliğin evriminin ortalama hızı çok daha düşüktür—uzun süreli evrim için gerek duyulan genetik çeşitliliği sağlayan poligenik özelliklerin bilinen mutasyon hızları için yeteri kadar düşük. Bu düşük hızlarda, eğer evrim hızı sabit olsaydı, doğal seçilimi göz önüne almadan genetik sürüklenme bile özellikteki net değişimi açıklayabilirdi (bkz. Bölüm 13). Bununla birlikte uzun süreli ortalama hız yalnızca hızlı evrimleşmenin (Şekil 21.1 A'nın sağ el paneli) "**kesintili**" bölümlerini değil aynı zamanda görünür durağanlık dönemleri sırasında bile meydana gelebilen hızlı dalgalanmaları da maskeler (Şekil 21.1B). Genetik sürüklenmeden çok seçilim, bu hızlı değişimlerin daha iyi bir nedeni olabilir. Böylece taşıl kayıtlarından ya da yaşayan türler arasındaki karşılaştırmalardan elde edilmiş nicel özelliklerin evrimleşme hızları doğal seçilim ve/veya genetik sürüklenmeyle oluşan evrim, mutasyon ve genetik çeşitlilik üzerine bilgi ve laboratuar seçilimine (bkz. Bölüm 13) verilen yanıtlardan, doğal toplumların çevresel değişikliklere yanıtlarından (bkz. Bölüm 13) ve toplumlar arasındaki ve yakın ilişkili türler (bkz. Bölüm 15) arasındaki evrimsel ayrılmadan çıkarılmış evrimin kısa-süreli evrimleşme hızları üzerine gözlemler ile tutarlıdır.

Kesintili dengeye yeniden bakış

Eldedge ve Gould'un durağanlık ve kesintili *modelini* tanımlamak için öne sürdükleri kesintili dengenin kuramsal *modelinde* hızlı değişimlerin küçük, yerel

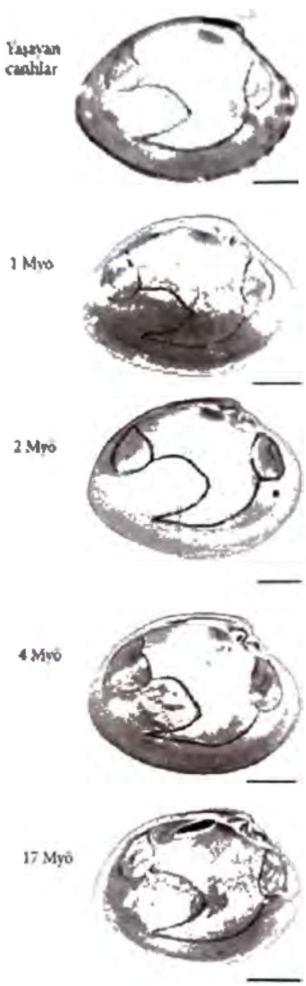


Şekil 21.1 Evrimleşmenin hızlı olduğu kısımlar olmasına karşın uzun bir dönem boyunca ortalama evrim hızı düşük olabilir. (A) Oldukça durağan bir özellik ortalamasından diğerine kaymanın kesintili modeli. Eğer bizim yalnızca zaman 1'den 3'e ait taşıllarımız olsaydı evrimin yavaş ve hızlı dönemleri olduğunu bilmeyecektik. (B) Özellik ortalamasında hızlı dalgalanmalaya fakat uzun vadede az net değişime sahip model. Yalnızca zaman 1 ve 8'den taşılları ele alarak az bir evrimleşmenin oluştuğu sonucuna varabiliriz.

toplumlar olarak ortaya çıkan yeni oluşmuş türlerde evrimi ifade ettiğini hatırlayınız. Öyle ki, Eldredge ve Gould genetik sürüklenmenin yeni uyumsal bir dengeye bir kayma başlatmadan birçok morfolojik özelliğin evrimleşemeyeceğini (içsel genetik sınırlamalar nedeni ile) öne sürerek makroevrimsel değişikliklere Mayr'in kurucu etkisi ile türleşme (çevre yurtlu türleşme) modelini uyguladılar (bkz. Bölüm 16).

Eğer morfolojik değişimler genellikle bir soyun çatallanması (yani gerçek türleşme) ile birlikte olsaydı, taşıl kayıtlar Eldredge ve Gould'ın kuramsal modeli için kısmen destek sağlayabilecekti. Çatallanma ile değişimi "kesintili yavaş evrimleşme"den ayırmak zor olabilir (bkz. Bölüm 4), fakat türleşme olmaksızın aşamalı değişim (örneğin, Şekil 4.19'de rodent örneği) ve gerçek türleşme (örneğin, Şekil 4.20'de yosun hayvancıkları cinsi *Metrarhabdotos*) ile ilişkili morfolojik değişimin her ikisinin de bazı ikna edici örnekleri vardır. Farklı türlerin taşılları fenotip dışında ayırt edilemediğinden, açıkçası taşıl kayıtlarında, morfolojik ayrılma ve birleşik türleşmenin bazı örneklerini bulmayı beklerdik. Fakat kesintili denge varsayımı morfolojik evrimin hemen hemen kaçınılmaz olarak türleşme ile birlikte olmasını gerektirir ve kanıtın bu beklentiyi desteklediği açık değildir.

Mayr'in türleşme modeli, genetik sürüklenmenin (kurucu etki) küçük bir toplumu uyumsal bir vadiyi geçerek bir uyumsal doruğun yakınlarından bir diğer uyumsal doruğun yamacına hareket ettirmesini (yani doğal seçilim işlevinin karşıtı) gerektirir. Bölüm 16'da gördüğümüz gibi, seçilimin çok zayıf ya da toplumun genetik çeşitliliği tamamen kaybetme riskinde olacak kadar küçük olması hariç, bunun meydana gelmesi olası değildir. Bu nedenle, birçok toplum genetikçisi çevre yurtlu türleşmenin yaygınlığı konusunda kuşkuludur ve şu ana kadar türlerin bu yolla oluştuğuna dair kanıt azdır. Üstelik yeni seçilim baskılarına maruz kalan toplumun hızlı uyumsal evrimi ile birlikte tür içindeki coğrafi çeşitliliğin türleşmenin uyumsal fenotipik değişimler için gerekli olmadığını gösterir (Levinton 2001). Bu yüzden az sayıda evrim biyoloğu Eldredge ve Gould'un (1972) kuramsal modelini benimser ve hatta bu yazarlar bile türleşmenin uyumsal yönlü morfolojik evrimin gerekli tetikleyicisi olmadığında hemfikirdir (Eldredge 1989; Gould 2002, s.7969). (İzleyen bölümde göreceğimiz gibi yine de türleşme anagenetik evrime katkıda bulunabilir).



Şekil 21.2 Durağanlığın bir örneği: yaşayan toplumlardan ve 1, 2, 4, ve 17 milyon yıllık taşıl kayıtlardan midye *Macrocallista maculata*'nın örnekleri. Hepsi Florida'dandır. Ölçek çubukları = 1 cm. (Fotoğraflar Steven M. Stanley'in izni ile.)

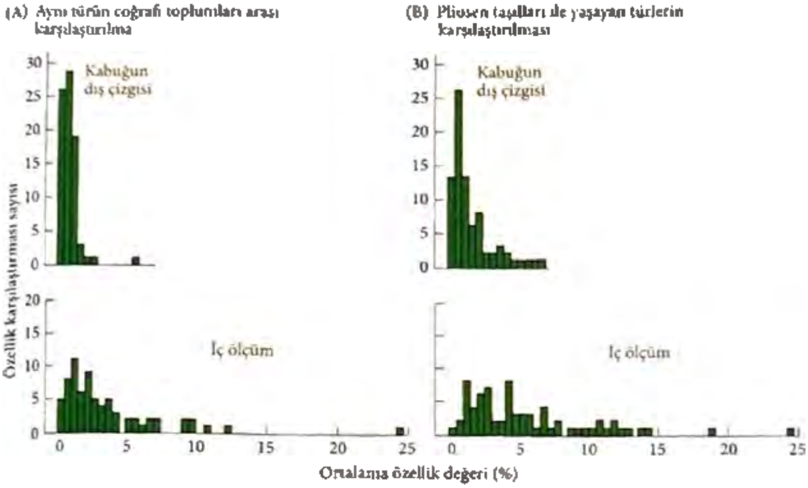
Durağanlık

Yukarıda tanımlanan kuramsal kesintili denge modeli neredeyse kesinlikle yanlış olmasına karşın, model üzerindeki tartışmanın makroevrim hakkındaki pek çok ilginç soruya dikkat çekmek gibi sağlıklı bir etkisi olmuştur. Belki de en önemlisi, "**durağanlık**"ı önemli ve şaşırtıcı bir olgu olarak belirlenmesidir. Hızlı evrimleşmeyi açıklamak evrimsel biyoloji için problem değildir. Problem daha çok evrimleşmenin niçin çoğunlukla böylesine yavaş olduğunu açıklamaktır.

Eldredge ve Gould'un vurguladığı gibi, paleontologlar taşıl kayıtlarındaki türlerin çoğunlukla birkaç milyon yıl ya da daha fazla süre boyunca çok küçük değişimler gösterdiğini uzun süredir biliyorlardı (Şekil 21.2). Stanley ve Yang (1987) midyenin 19 soy hattının çok sayıdaki örneğinde 24 kabuk özelliğini ölçerek erken Pliosen (4 milyon yıl) taşılları ile onlara en yakın yaşayan akrabalarını (onların pek çoğu taşıllar gibi aynı tür isimlerini bulundururlar) karşılaştırdılar. Bu farklılıkları diğer taraftan bu türlerin 8'inin coğrafi toplumları arasındaki çeşitliliği ile karşılaştırdılar (Şekil 21.3B). Birkaç istisna dışında, 4 milyon yıldan daha uzun süredeki farklılık, aynı türden toplumlar arasındaki farklılıktan daha büyük değildi.

Tür soy hatlarındaki durağanlığı tanımlamak için üç büyük hipotez öne sürülmüştür.

1. *İçsel genetik ya da gelişimsel sınırlamalar.* Eldredge ve Gould (1972) durgunluğun, genetik çeşitlilik eksikliği ya da özelliklerin bağımsız olarak yeni optimumlara evrimleşmesine izin vermeyecek kadar güçlü genetik korelasyonlar göstermesi sonucu oluşturulan içsel genetik ya da gelişimsel *sınırlamalar* nedeniyle olduğunu ileri sürdüler. Fakat böyle sınırlamalar gerçekten evrimde rol oynayabilmesine karşın aşağıda göreceğimiz gibi, hemen hemen her zaman genetik çeşitliliğe sahip ve birbirleri ile yalnızca düşük korelasyon gösteren bir çok nicel özelliğin büyüklüğünün ve şeklinin değişmezliğini açıklayamazlar (bkz. Bölüm 13).
2. *Değişmez optimum bir fenotip için dengeleyici seçilim.* Hem fiziksel hem de biyotik çevrenin hemen hemen kesin olarak değişeceği milyonlarca yıl boyunca, doğal seçilimin aynı özelliği tercih edebileceği olası görülmemektedir. Böyle değişikliğin çarpıcı bir örneği iklimler, türlerin coğrafi sırası ve türler arasındaki ilişkilerin kökten ve tekrarlanarak değiştiği Pleistosen'in birçok buzul ve buzullar arası çağlarının birbirini izlemesidir (bkz. Bölüm 5 ve 6). Bununla birlikte, bir türün etkili çevresi zaman içinde yaşam alanını(habitat) izlemesinden beklediğimizden de daha sabit olabilir (Eldredge 1989): türlerin tipik yaşam alanlarının yayılımı ile uyumlu olarak onların coğrafi yayılımlarının değişkenliği. Örneğin Ladin (alaçam) (spruce) gibi soğuk iklim bitkilerinin yayılımı, buzul çağı süresince güneye ve buzullar arası zaman süresince kuzeye kaymıştır; benzer şekilde sucul ve yarı-sucul böceklerin birçok grubu çöl bölgelerinde bulunur, fakat bu böcekler su olduğu sürece bu şekilde yaşarlar ve kurak ortamlara uyarlanmamışlardır. Bu konu üzerinde farklı bir öneri de, pek çok özelliğin sıklıkla uyumsal değişiklik geçirdiği fakat büyük olasılıkla yaşam alanını izlemesinden türlerin dar çevresel sınırlar içerisinde tutulmasından dolayı, dar sınırlar içerisinde dalgalanan bir optimum izledikleri önerisidir.
3. *Kısa ömürlü yerel farklılaşmalar.* Bir türün yerel ya da bölgesel toplumlarında önemli uyumsal değişikliklerin meydana gelmesi olasıdır, fakat bunlar çok az ve belirli yerler ile sınırlanmış olduklarından türün fenotipinde hiç bir iz bırakmayabilirler, ya da varlıklarını gösteren herhangi bir taşıl kanıt bile kalmayabilir (Futuyma 1987). Atasal özellik durumları içeren çevresel toplumlardan gen akışıyla yerel seçilim bastırılmadığı sürece, yerel toplumlarda farklı besin tiplerine ya da mikrohabitatlara pek çok uyarlanma oluşur (Holt ve Gaines 1992). Bir besin maddesi ya da mikrohabitat geniş bir alana aralık-



Şekil 21.3 Taşıl kayıtlarda midyenin kabuk özelliğinde durağanlığın nicel anlatımı. Her grafik, (A) farklı yaşayan coğrafi toplumların ve (B) yaşayan ve toplumlarının Pliosen örnekleri arasında ortalama açısından belirli bir yüzde fark gösteren bazı türlerde özelliğin sayısını gösteriyor. Yukarıdaki iki çizelge kabuğun ana hatlarına ait olan ölçümleri gösteriyor; aşağıdaki çizelgeler iç ölçümleri gösteriyor. Pliosen ve yaşayan toplumlar arasındaki çeşitlilik, yaşayan türlerin farklı coğrafi toplumları arasında olduğu gibi toplamda neredeyse aynıdır. (Stanly ve Young 1987'dan.)

larla da olsa yayılabileceği için, böyle yeni bir uyumsal fenotip geniş bir coğrafi alana yayılabilir. Bunun bir istisnası göçmen bireyler ile bu yeni fenotipin yayılması sırasında araya giren atasal tip toplumlar arasındaki çiftleşmeler, yeniden birleşim (rekombinasyon) ve ayırt edici fenotiplerin (özellikle eğer çok genliyseler, bkz. Bölüm 13) kaybı ile sonuçlanacaktır. Bununla birlikte, eğer yeni özelliklerle donatılmış toplumların coğrafi dağılımları kaymışsa (olası iklimsel değişikliklere bağlı olarak), ayırt edici özellik durumu atasal fenotip (büyük olasılıkla daha yaygın) ile çiftleşmeye bağlı olarak kaybolacaktır. Böylece, bireyler yeni uygun ortamlara yayılabilmekte, oralara yerleşebilmekte ve türemiş oldukları toplumlar yok olabilmektedir. Bundan dolayı, yeni fenotipin ömrü, kaynaklarda ve türlerin coğrafi dağılımlarındaki iklimin neden olduğu kaymaların arasındaki süre kadar kısa olabilmektedir ve bu nedenle yeni fenotip taşıl kayıtlarında bulunmayabilmektedir. Bununla birlikte, eğer ayırt edici özellik taşıyan yerel toplumlar, üreme açısından atasal toplumlardan yalıtılmışlarsa (farklı bir türe dönüşme gibi), atasal fenotip ile karışmadan onun yaşam alanında ya da coğrafyasında bulunabilmekte ve böylece yeni fenotip uzun ömürlü ve ayırt edici bir kimliği koruyabilmektedir (bkz. Şekil 16.24). Böylece her ne kadar, türleşme anagenetik uyumsal değişimlere neden olamasa da, türleşme ve morfolojik evrim (yani kesintili denge modeli) arasında olası bir ilişkiye yol açan değişikliklere uzun bir ömür tanıyabilir.

Bu son senaryo bizi, uzun süreçli evrimsel değişikliklerin sık değişen çevreden çok durağan çevre koşullarında gerçekleşebileceği şeklinde, belki de beklenenin tersine bir sonuça götürmektedir. Durağan çevre koşullarında gerçekleşen sürekli evrimin kanıtları bazı paleontologları aynı sonuca ulaştırmıştır (Sheldon 1987; bkz. Şekil 4.3), ve Pleistosen dönemdeki aşırı iklimsel dalgalanmaların hem türleşmeyi ve hem de kalıcı uyumsal fenotipik değişimleri engellediği yönünde önemli kanıtlar vardır (Jansson ve Dynesius 2002). Örneğin, kanatlı böceklerin çok sayıda grubu Pleistosen döneminden önce önemli derecede çeşitlenme geçirmiş olmasına karşın, G. R. Coope (1995) Kuaterner kanatlı böcek taşıllarının morfolojik ayrıntılarının yaşayan türlerdekine benzediğini göstermiştir. Bunlar "morfolojileri ve çevresel gereksinimleri açısından Kuaterner boyunca değişmeden kalmışlardır. Şu anda yalnızca Britanya Adaları'ndan günümüzde yaşayan benzerlerine tam olarak uyan iki binden fazla taşıl türü vardır". Coope bu kararlılığı "toplumların karmaşık çevresel ortamlarda ileri ve geri ilerlerken, devamlı olarak ayrılması ve yeniden birleşmesinin" oluştuğu ve bu zaman sırasında "gen havuzlarının iyice karışmış olduğu" yaşam alanını izlemeye bağlamıştır. Bir türün çok sayıdaki coğrafi toplumları arasında yararlı olan uyumsal değişiklikler, yaygın çevresel değişiklikler tarafından tercih edilebilir, yoksa böyle bir kararsızlığın evrimsel dalgalanmaları azaltması olasıdır.

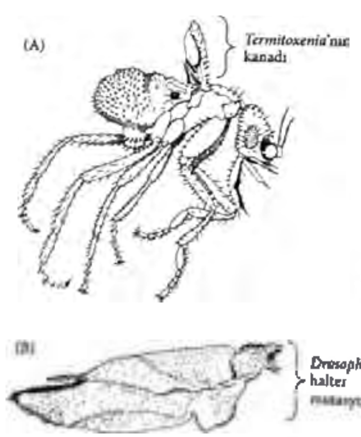
Yavaş Evrimleşme ve Sıçrama

Darwin evrimin küçük adımlarla kademe kademe ilerlediğini öne sürdü. O, *"Türlerin Kökeni"*'de "eğer ardışık, küçük değişimler ile oluşmuş olması mümkün olmayan herhangi bir karmaşık organın varlığı gösterilebilirse benim kuramım tamamen yıkılacaktır" diye yazdı. Onun ateşli destekleyicisi Thomas Henry Huxley, bununla birlikte, onun evrim kuramının evrim **sıçramalarla** ilerlese bile aynı ölçüde geçerli olacağına dikkat çekti. Paleontolog Otto Schindewolf (1950) gibi bazı daha sonraki evrim biyologları tam olarak bunu önerdi. Schindewolf yüksek taksonlar arasındaki farklılıkların sıçrama ile kesintili olarak oluştuğunu ve ilk kuşun [Archaeopteryx] bir reptil yumurtasından çıktığını iddia etti (Latince *saltus*'tan gelen saltation sıçrama anlamındadır). Genlerin biyokimyasal ve gelişimsel tepkimelerin hızını kontrol ederek çalıştığını öneren ilklerden biri olan usta genetikçi Richard Goldschmidt, *The Material Basis of Evolution* (1940) adlı kitabında, türlerin ve daha yüksek taksonların tür içerisindeki genetik çeşitliliklerden değil onun yerine tek bir evrimsel basamakta tamamı ile yeni bir genetik sistem olarak ortaya çıktığını tartıştı. Kromozom materyalindeki büyük değişikliklerin ya da "sistemik mutasyonların" yüksek düzeyde değişime uğramış varlıkların ortaya çıkmasına neden olacağını ileri sürdü. Çoğunun hayatta kalmak için şansı az olacaktı, fakat çok az bir kısmı yaşamın yeni yollarına uyarlanmış olan "ümit var canavarlar" olacaktı. Örneğin *Drosophila* halterlerinin termit yuvalarında yaşayan bir dipter sineğinin (*Termitoxenia*) indirgenmiş kanatlarını andıran kanat benzeri yapılara dönüşmesine neden olan bir mutasyona işaret etti (Şekil 21.4).

Çok farklı olan canlılar arasında bile her biri benzer formlardan çok az farklı olan bütün olası ara formların tamamamı bulunsaydı, evrimin çok küçük değişimlerin tarihi olduğu konusunda çok az kuşkumuz olacaktı. Bir toplumun bireyleri arasında, bir türün toplumları arasında ve aynı cinste olduğu gibi aralarında sıkı ilişkiler bulunan türler arasında farklılıkları incelediğimiz zaman genelde durum budur. Bundan başka, tamamen farklı türler çoğu zaman ara formlar ile bağlanırlar ve böylece bu kompleksin iki cins mi (ya da altaileler, ya da aileler) ya da tek olarak mı sınıflandırılacağı isteğe kalmıştır (bkz. Bölüm 3). Ancak yine de türlerin fenotipik olarak benzer grupları arasında özellikle takımlar ve sınıflar gibi daha yüksek taksonlar olarak sınıflandırılmış olanlar arasında dikkat çekici boşluklar bulunur. Örneğin deniz memelileri (yunus balıkları ve balinalar) ve diğer memeliler arasında yaşamakta olan hiçbir canlı türü köprü oluşturmamıştır.

Yaşayan türler arasındaki fenotipik boşlukların en belirgin açıklaması –memeli deniz hayvanlarının gösterdiği gibi- bir zamanlar var olan ara formların soyunun tükenmesidir. Kuşkusuz çok farklı iki formun ortak atasının onların arasında muhakkak ara form olarak ortaya çıkmasına gerek yoktu, çünkü iki filetik soy hattı çok farklı değişimler geçirmiş olabilirdi (Şekil 21.5). Örneğin, DNA dizileri yaşayan hayvanlar arasında balinaların en fazla su aygırları ile ilişkili olduğunu gösterir, fakat erken deniz memelisi taşıllarında su aygırına görünüşte en küçük bir benzerlik yoktur (bkz. Şekil 4.11). Elbette taşıl kayıtlar yüksek taksonların aşamalı evriminin birçok örneğini sağlar (bkz. Bölüm 4). Bununla birlikte birçok yüksek takson ara ata olmaksızın taşıl kayıtlarda görünür.

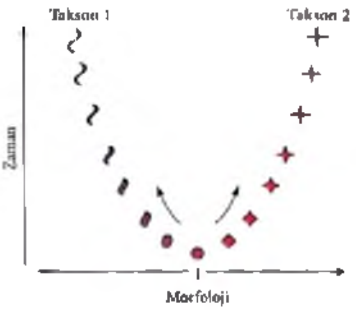
Evrimsel biyolojideki en eski tartışmalardan biri böyle fenotipik boşlukların sadece taşıl kaydındaki eksikliği gösterip göstermediği (yani evrim aşamalı idi, fakat onu açıklamak için verilerden yoksunuz) ya da evrimin gerçekten sıçrama ile ilerlemiş olup olmadığıdır. Sıçrama büyük etkiye sahip tek bir mutasyonun sabitlenmesi ile oluşacaktı. Bu görüş morfolojideki evrimsel değişimlerin sürekli olabilmesine, pek çok ara basamaktan geçmesine izin veren kesintili denge hipotezinden tamamı ile farklıdır, fakat öylesine hızlı ve öylesine coğrafi olarak küçük bir bölge ile sınırlanmıştır ki taşıl kayıtları sürekli olmayan bir değişimin görünü-



Şekil 21.4 Sıçramalı evrimin olası bir örneği olarak Goldschmidt'in önerisi (A) Kanadın büyüklüğü ve damar sistemi termit yuvalarında yaşayan bir sinek olan *Termitoxenia*'da büyük oranda azalmıştır. (B) Drosophila'da *tetraptera* mutasyonu halteri *Termitoxenia*'nın kanadına benzeyen bir kanada değiştirir. Goldschmidt benzer bir mutasyonun *Termitoxenia*'nın kanadında sıçramalı evrime neden olduğunu öne sürmüştür (Goldschmidt 1940'dan)

münü sunar. Tersine, sıçrama hipotezi ara formların hiçbir zaman ortaya çıkmadığı şeklindedir, yani mutant bireyler anababalarından şiddetli ölçüde farklılaşmıştır.

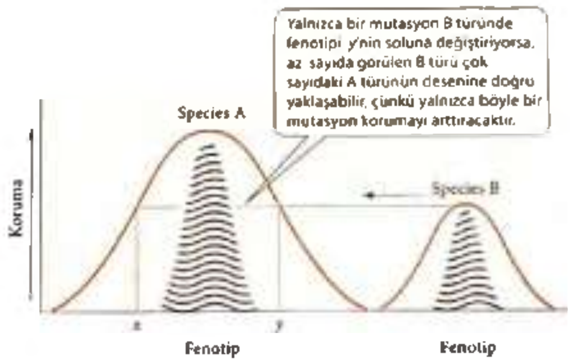
Yavaş evrimleşme ve sıçramalı evrim karşılaştırmasında *taksonların* ve onların *özelliklerinin* evrimini ayırt etmeliyiz. Yüksek taksonlar sıklıkla birçok özellik bakımından farklıdır: Örneğin, pek çok özellik modern kuşları kretase dinazorlarından ayırır. Kademeli evrimi savunanlar yüksek taksonların birçok özelliğinin bağımsız ve ardışık olarak evrimleştiğini kabul eder (MOZAİK EVRİM). Yaşayan tür ve taşıl kaydının her ikisinin karşılaştırılması mozik evrime çok sayıda kanıt sağlar (bkz. Bölüm 3 ve 4). Bununla birlikte daha yüksek taksonların ayırt edici *özelliklerinin* her birinin, örneğin kuşların kuyruk omurgasının küçülmesi ve kaynaşmasında olduğu gibi kesintili olarak evrimleşip evrimleşmeyeceği üzerine bazı uyuşmazlıklar vardır.



Şekil 21.5 Çok farklı iki takson, aralarında tam olarak bir ara form hiçbir zaman var olmamış olsa da, ortak bir atadan kademeli olarak evrimleşmiş olabilir.

Şüphesiz, fenotip üzerinde büyük ve hatta şiddetli etkileri olan kesintili bir çok mutasyon oluşur. Bununla birlikte bunların birçoğunun yaşayabilirliği büyük oranda indirgeyen önemli pleiotropik etkileri vardır. Örneğin *Drosophila*'daki *Ultabithorax* geninin bir mutasyonu halterleri kanatlara dönüştürür. Bu mutasyonun evrimi geri çevirdiğini ve bu gendeki bir mutasyonun Diptera'nın atasında kanatların ikinci çiftinin halterlere evrimsel transformasyonuna neden olduğunu düşünmek çekici olabilir, fakat *Ultabithorax* mutasyonu homozigot durumda öldürücüdür. Ayrıca, *Ultabithorax* geninin normal formunun halterin oluşumunu da içeren üçüncü torasik segmentin ayırt edici gelişimini belirleyen birçok geni düzenlediğini anlıyoruz (bkz. Bölüm 20). Böylece bu temel genin işlevini indirgeyen mutasyonlar kompleks gelişimsel bir yolağı engeller ve gelişimi ikinci bir toraks segmentinin (kanatlar dahil) özelliklerini ortaya çıkaran "hatalı" bir yolağa yönlendirir. Bütün sistem ana şalterin çevrilmesi ile tek bir adımda kapatılabilir, fakat bu sistemin tek bir adımda oluştuğu anlamına gelmez.

Bununla birlikte Neo-Darwinistler, her zaman özelliklerin oldukça büyük etkili (ama çok büyük değil) mutasyonlardan kaynaklanan küçük zıplamalar ile evrimleşebileceğini kabul etmişlerdir. Örneğin, hem tür içinde hem de türler arasında *Drosophila*'da ki kıl sayısı gibi özelliklerdeki çeşitlilik sıklıkla hem küçük ve hem de oldukça büyük etkili nicel özellik lokuslarının karışımı ile meydana getirilir (Orr ve Coyne 1992; bkz. Bölüm 13 ve 16). Büyük etkili aleller, birbirinden çok farklı çeşitli formların her birinin yenilemeyen farklı bir türün (ya da model) öykünen olduğu Afrika çatalkuyruk kelebeği, *Papilio dardanus* (bkz. Şekil 9.2A) gibi kelebeklerde öykünücü polimorfizme önemli ölçüde katkı sağlar. Eğer öykününen bir desenden diğerine yalnızca hafifçe sapmış fenotipler oluşmuş olsa bunların yenilemeyen modellere koruyucu benzerlikleri eksik olacaktı ve tahminen kayıpta olacaklardı. Böylece öykünen bir desenin bir başkasından evrimi farklı model türlere güçlü benzemeyi sağlamak için yeterince büyük etkili bir mutasyonla başlatılmış ve fenotipin "ince ayarını" yapan küçük etkili alellerin seçilimi ile izlenmiş olması olasıdır (Şekil 21.6). *P. dardanus*'un renk desenlerinin genetik analizi bu hipotezi desteklemektedir (Ford 1971).



Şekil 21.6 *Heliconius* kelebeklerinde olduğu gibi Müler tipi öykünmede (mimikri) renk desenindeki evrimleşmenin bir modeli. Kırmızı eğriler fenotip ve çokluk bakımından farklı olan iki tür (A ve B) için avcıya karşı korumanın düzeyini gösteriyor. Dalgalı çizgiler her tür içerisindeki fenotiplerin dağılımını gösteriyor. Avcılar daha bol olan türden uzak durmayı daha sıklıkla öğrendiği için seçilim daha az olan B türünün daha bol olan A türü modeline doğru yaklaşmasını destekler. B türünün fenotipini çok az değiştiren küçük etkili bir mutasyon seçilim açısından zararlı olacaktır. Bununla birlikte B türünün elemanlarının A türüne küçük ölçekte benzeyen bir fenotipi kazanmasına neden olan büyük etkili bir mutasyon (örneğin fenotip y'nin tam sol tarafı) seçilim açısından yararlı olacaktır. Sonradan, B'yi A'nın en üst sınırının yakınına taşıyan küçük etkili alellerin diğer alellerin yerini alması yararlı olacaktır. (Charlesworth 1990'dan).

Büyük olasılıkla şu ana kadar tanımlanmış olan en güçlü tek-gen farklılıkları kuvvetli heterokronik etkiye sahip olan mutasyonlardır. Bir çeşit semender olan *Ambystoma mexicanum* sıkı ilişkili olduğu *A. trgrinum*'dan pedomorfik olması açısından farklılaşır: bu canlı metamorfoz geçirmez ve yaşamı süresince larval özelliklerini korur (bkz. Şekil 3.13). *A. tigrinum* ve *Ambystoma mexicanum*'un bir laboratuvar stoğu arasındaki çaprazlar tek bir gen farklılığının pedomorfoza neden olduğunu göstermiştir. Fakat bu alel tam olan yeni bir karmaşık morfolojiye neden olmamıştır: yalnızca

çok sayıda küçük adımlarla evrimleşmiş gelişimin karmaşık bir yolunu keser. İlginç olan yabanıl *Ambystoma mexicanum*'da pedomorfoz tek bir gen ile oluşmamıştır, fakat daha karmaşık bir genetik temele sahiptir (Voss ve Shaffer 2000).

Filogenetik Değişmezlik ve Değişim

Yakın ilişkili türler arasındaki fenotiplerin büyük çeşitliliği ve evrimin oluşabildiği hız göz önünde tutulursa biyologlar, Mesozoik ya da hatta Paleozoik akrabalarına yüksek oranda benzeyen, milyonlarca yıldan fazla sürede çok az değişmiş olan ginkgo (bkz. Şekil 5.18B), iribaş karidesi (Şekil 21.7A) ve coelacantlar (Şekil 21.7B) gibi "yaşayan "taşıl"ların varlığını anlamada zorlanırlar. Böyle evrimsel "değişmezlik" genelde ekolojik özellikleri bile kapsamına alır: örneğin, bir kelebek soyu *Heliconiini*'nin bütün türlerinin larvaları çarkıfelek bitkisi çiçekleri (*Passifloraceae*) üzerinde beslenir ve bu dalın herhangi bir üyesinin Oligosen'den beri farklı bir beslenme davranışına evrimleştiğini düşünmek için bir neden yoktur. Büyük dalların paylaşılan özellik durumları (sinapomorfi) da tutuculuğu gösterir: boyunları ne kadar uzun ya da kısa olursa olsun, hemen hemen bütün memelilerin yedi tane boyun omuru vardır ve hemen hemen hiç bir tetrapodun üye başına beşten fazla parmağı yoktur. (En ilkel amfibilerde daha fazla vardı, fakat kısa sürede beşte sabitlenmiştir.)

Bu şekildeki değişmezliğin devamlı dengeleyici seçilim ya da seçilimin çalışabilmesini sağlayacak yeterlilikte olmayan çeşitlilik ile oluşturulduğunu öne sürebiliriz.

Dengeleyici seçilim

Yalnızca optimum özellik değeri değişmeden kaldığı için bir çok özellik, dallar boyunca göreli olarak değişmeden kalır. Değişikliğin bu eksikliği için en önemli sebep **niş değişmezliğidir**: Heliconiine kelebeklerinde bütün türler benzer konak bitki birliktelikleri gösterdiği gibi, ilişkili türler oldukça benzer kaynaklara ve çevresel koşullara uzun süreli bağımlı kalır (Holt 1996; Travis ve Futuyma 1993). Benzer olarak, çok yakın ilişkili bitki türleri Asya ve Kuzey Amerika'da iklimsel olarak benzer coğrafi yayılma alanlarına sahiptir (Ricklefs ve Latham 1992), ve kuşlar, memeliler ve kelebeklerin kardeş türleri Meksika'da iklimsel olarak benzer alanlarda yerleşirler (Peterson vd. 1999).

Birinden daha çok diğer nişe (örneğin, konak bitki, iklim bölgesi) yerleşmesiyle bir tür kendisini bazı seçici baskılara maruz bırakır ve diğerlerinden korur; hatta onun kendi nişini "kurduğu" ya da belirlediği ve böylece potansiyel evrimsel geleceğinin bir çok yönünü de belirlediği bile söylenebilir (Lewontin 2000, Odling-Smee vd. 2003). Niş değişmezliği kararlı seçilimi ifade eder. Nişler bazen etkileşen iki büyük nedenden dolayı değişmeden kalır: Birincisi, sıklıkla çekişme gösteren diğer türler bir türün nişini değiştirmesine ya da genişletmesine engel olabilir. Çekişmenin hafiflemesinin ve kitlesel yok oluşlardan sonra adalarda uyumsal evrim sonucu farklılaşmayı ve yayılmayı nasıl serbest bırakabildiğini görmüştük (bkz. Bölüm 3, 4 ve 7).

İkincisi ve daha genel bir şekilde, atasal nişle (örn. mikrohabitat) ve yeni bir yaşam alanında yaşayan bireyler arasında gen alış-verişi varsa ve iki çevrede uyum başarısını arttıran özellik durumları arasında bir başarım değiş-tokuşu varsa, seçilim genellikle atasal özellik durumunu yeğleyecektir, çünkü toplumun çoğunluğu atasal çevrede bulunur (Holt, 1996).

(A)



(B)



Şekil 21.7 İki "yaşayan taşıl." (A), Avrasya ve kuzey Afrika'nın kurak bölgelerinde geçici göletlerde bulunan karides larvası, *Triops cancriformis* Triassic'den beri belirgin morfolojik bir değişim geçirmemiştir. (B) Coelacanth'lar Devonian'da ortaya çıkmış lob yüzgeçli balıklardır ve yaşayan tür *Latimeria chalumnae* 1938'de keşfedilene kadar Kratese'de soyunun tükenmiş olduğu düşünülüyordu. (A © OSF / photolibrary.com; B © The Natural History Museum, London).

Yaşam alanı seçme davranışı olmayan canlılarda atasal özellikler için seçilim yeni çevredeki uyum başarısını azaltır ve bu yüzden bu çevredeki bir toplum varlığını sürdürme yeteneğinde olmayan "batık" toplum olabilir. Üstelik habitat seçme yetisi olan hayvanlarda, yeni çevreye ve atasal çevreye yerleşen bireylerin başarısındaki farklılık atasal çevrenin seçimini arttırır. Her iki etmen de yukarıda tanımlanan yaşam alanı izlemeye neden olacaktır.

Herhangi bir çevreye uyarlanma derecesi artarsa, o çevre ve yeni bir çevre arasındaki uyum başarısı farkı da artar, böylece alternatif bir çevreye uyarlanmanın olasılığı gittikçe azalabilir. Aşırı durumlarda bir soy hattı çok yüksek derecede özelleşmiştir. Bu durumda özelleşmenin farklı çevreler ya da yaşam yollarına kaymayı engelleyen "son nokta" olup olmadığı şeklindeki eski soruyu aşağıda ele alacağız

Çeşitlilik üzerinde sınırlamalar

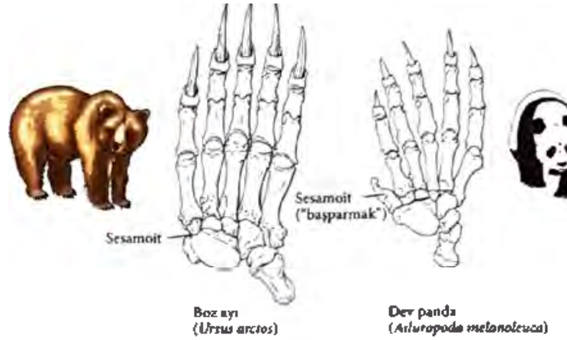
Gördüğümüz gibi çoğu özellik kalıtlanabilir fenotipik çeşitlilik gösterir, bu yüzden çeşitliliğin ortaya çıkış hızının evrimi sınırlandırması olası görülmemektedir (Barton ve Partridge 2000). Bununla birlikte bütün özellikler aynı derecede değişken değildir ve genetik korelasyonlar en azından makul bir zamanda ortaya çıkması pek olası olmayan bazı özellik bileşimleri meydana getirir. Türler arasındaki evrimsel farklılaşma yönünün, var olan genetik çeşitlilikten etkilenebildiğine dair bazı deliller vardır (bkz. Bölüm 13).

Belki de en ilgi çekici olan temel genetik çeşitliliğe karşın az (önemsiz) fenotipik çeşitlilik gösteren özelliklerdir. Örneğin, *Drosophila melanogaster* ve ilişkili türler hemen hemen her zaman skutellum üzerinde dört tane kıla sahiptir, fakat gelişimi bozan bir mutasyon kıl sayısı için gizli olan pek çok poligenik çeşitliliği ortaya çıkarır (bkz. Şekil 13.21). Gelişim, normal olarak bu genetik çeşitliliğin fenotipik anlatımına karşı "tamponlanmış" gibi görünür. Bazı durumlarda bu tamponlanma ya da KANALİZASYON uygun bir fenotip için doğal seçilim ile evrimleşebilir, bununla birlikte bu şekildeki evrim yalnızca sınırlı durumlarda oluşabilir (Wagner vd. 1997). Başka durumlarda, kanalizasyon diğer nedenler için evrimleşen bir mekanizmanın rastlantısal bir etkisi olabilir. Örneğin, filogenetik olarak evrensel olan sıcaklık şoku proteini Hsp90, birçok başka protein (transkripsiyon faktörleri ya da kinazlar gibi) ile bağlanan ve işlev için onları hazır tutan, "eşlik eden" (şaperon) bir proteindir. Hsp90'nın işlevi şifreleyen genin bir mutasyonu ya da çevresel stresle azaltıldığı zaman, hem *Drosophila* ve hem de *Arabidopsis*'de çok sayıda fenotipik özellikte daha önce belirlenmemiş genetik çeşitlilik ortaya çıkar. Böylece normal Hsp90 birçok genetik çeşitliliğin anlatımını engeller ve gerçekten böyle çeşitliliklerin birikmesini olası kılabilir. Bazı özelliklerin sıklıkla yavaş evrimleşebileceği ve eğer bir toplum Hsp90 lokusunda değişiklikler geçirdi ise hızlı değişme yeteneğinde olabileceği öne sürülmüştür (Rutherford ve Lindquist 1998). Bilgisayar modelleri, eğer çoğunlukla morfolojik gelişimin temelini oluşturan gen etkileşimlerinin karmaşık bir ağının parçaları iseler çok sayıda genin benzer etkilere sahip olabileceğini gösterir (Bargman ve Siegal 2003). Sebep ne olursa olsun bazı gelişimsel yolakların yüksek oranda tamponlanmış ve hemen hemen sabit özellikler ürettiği açıktır.

Çeşitlilik oluşursa yönlendirilmiş olabilir: azalma ya da kayıp, ayrıntılandırma ya da kazançtan daha yaygın olma eğilimindedir. Tetrapod omurgalılarda, örneğin, beş parmaktan daha az parmaklı olan çeşitlerin yaşama şansı daha fazla olabildiğinden daha sık ortaya çıkar ve evrim sırasında beş parmaktan daha fazlasına sahip olan çeşitlerden çok daha sıklıkla sabitlenmişlerdir. Ayrıca dallar arasındaki gelişimsel yolak farklılıkları ortaya çıkabilecek çeşitliliğin türünü belirler: İki grupta parmakların geliştiği sıraya uygun olarak semenderler büyük olasılıkla preaxial ayak parmaklarını ve kurbağalar da postaxial ayak parmaklarını yitirdiler (bkz. Şekil 20.19).

Bu yüzden gelişim bir özelliğin evrimleşmesinin yönü ya da hızı üzerine sınırlamalar getirir. Bu gibi kıstlamaların sonuçları, uyumsal işlev beklediğimiz yapı tarafından değil, fakat onun yerine değiştirilmiş bir diğer yapı tarafından yerine getirilince belli olur. Örneğin, dev panda üzerinde beslendiği bambuyu tutmak için kullandığı altı tane görünen parmağa sahiptir. Bununla birlikte en dıştaki "parmak" (ya da baş parmak) gerçek parmak değil kıkırdaktan gelişen sesamoid bir

Şekil 21.8 Ayı ailesinin iki üyesinin, kahverengi bir ayı (sol) ve dev pandanın (sağ), sağ eli (yukarıdan görünüşte). Ayılardaki küçük bir sesamoid kemik, pandada beslendiği bambuyu beceriyle yönlendirmek için yardımcı olarak kullandığı sahte bir parmağa ("başparmak") modifiye olmuştur. Gelişimsel sınırlamalar muhtemelen 6. eksiksiz parmağın evrimleşmesini engelledi. Pandanın "başparmağı" doğal seçilime bağlı üstünkörü bir onarıma örnektir: bir soy hattının daha önce var olan bütün çeşitli özelliklerinden evrimleşen uyarlanmalar. (Davis 1964'den).

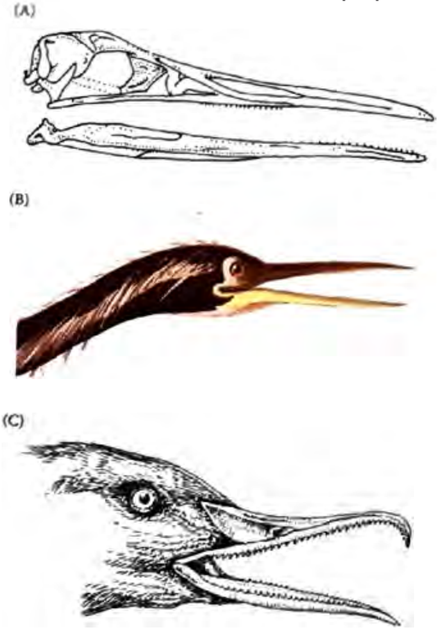


kemiktir (Şekil 21.8). Aynı şekilde, bir özellik ve altında yatan gelişimsel genetik yolak, evrimleşme sırasında yitirildiğinde gelişimsel sınırlamalar dikkat çekicidir (ve nadiren şaşırtıcıdır). DOLLO YASASI'nın açıkladığı gibi karmaşık bir özellik kaybolmuşsa, mümkün olursa, nadiren başlangıçtaki durumunu kazanabilir. Bunun yerine sıklıkla diğer özellikler onun işlevini yerine getirmek üzere değişirler.

Kuşların Kratese'nin sonundan bu yana dişleri yoktur, fakat testere gagalı ördekler gaga kenarında balık yakalamalarını sağlayan diş benzeri testere dişleri evrimleştirmişlerdir (Şekil 21.9).

Yeniliğin Evrimi

Özelliklerdeki büyük değişiklikler nasıl evrimleşir ve yeni özellikler nasıl ortaya çıkar? Bu soruların iki farklı anlamı vardır. Birincisi, böyle değişikliklerin Bölüm 20'nin konusu olan genetik ve gelişimsel temelinin ne olduğunu sorabiliriz. İkincisi doğal seçilimin onların evriminde ne rol oynadığını sorabiliriz. Örneğin, bir özelliğin en önemsiz başlangıç değişiminden formun sonraki kuşaklarda sergilenen tam karmaşıklığına kadar her basamağın seçilim aracılığı ile yönlendirilip yönlendirilmediğini sorabiliriz. Kuşkucular tamamı ile ilerlememiş bir gözün işlevsel yararının ne olabileceğini sorarlar. Ve eğer düzgün işlevi görebilmesi pek çok öğesinin birbirine karşı ayarlanmış formuna bağlı ise, karmaşık özelliklerin nasıl olup da evrimleşmiş olabileceğini sorabiliriz.

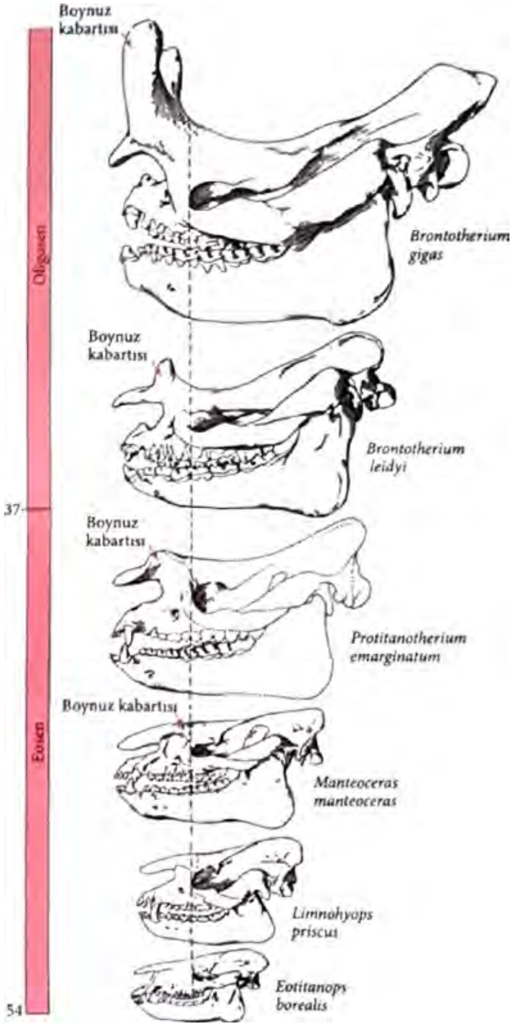


Yeni başlangıçlar ve özellikler için açıklama

Evrimsel değişimlerin bir çok yolağı, fenotipik özelliklerin makroevrimini açıklar (bkz. Mayr 1960; Nitecki 1990; Müller ve Wagner 1991; Galis 1996):

1. *Bir özellik yeni bir yapı ya da var olan bir yapının yeni bir değişimi sonucu oluşur.* Örneğin, sesamoid kemikler embriyonik harekete yanıt olarak sıklıkla bağ dokuda gelişir. Böyle kemikler dev pandanın ekstra "parmağı" (bkz. Şekil 21.8) ve memelilerin bacağındaki dizkapağı gibi reptillerde bulunmayan yeni iskelet(sel) öğelerin kökenidir (Müller ve Wagner 1991). Yeni özelliklerin ilk ortaya çıkışındaki yararları sıklıkla gözlemlenebilir. Örneğin ilkel titanotherlerin burun bölgesindeki kemiğin biraz kalınlaşması birçok toynaklı memelinin erkeklerinin yaptığı kafa toslama mü-

Şekil 21.9 Eğer karmaşık yapılar kaybolmuşsa genellikle yeniden kazanılmaz fakat onların işlevi kazanılabilir. (A) Geç Kratesenin bir deniz kuşu Hesperornis'in, balığı sıkıca yakalamasını sağlayan dişleri vardı. (B) John James Audubon tarafından çizilmiş olan yaşayan tipik bir balık-yiyen kuş olan the anhinga'nın (yılanboyun) gagası. Yaşayan hiçbir kuşun dişi yoktur. (C) Balık yiyen bir ördek merganserin gagası dişi yerini tutan yapılara sahiptir: balık yakalamayı sağlayan testere dişler. (Feduccia 1999 da Larry Martin'in izniyle; C Nancy Haver tarafından çizim.)



Şekil 21.10 Başlangıcından bu yana seçilim açısından yararlı olmuş olabilen bir özelliğin yavaş evrimi. Atlarla akraba olan toynaklı memelilerin soyu tükenmiş bir grubu olan titanotheres'nin (Brontotheriidae), bir soy hattının çift burun boynuzu büyük olasılıkla döğüşte kullanılıyordu ve kemiğin bir miktar kalınlaşması muhtemelen çarpmaların zararlı etkisini azalttı. *Brontotherium gigas* (üst) gibi en iri titanotheresler gergedan büyüklüğündeydi. (Osborn 1929'dan.)

cadelesinde yarar sağlamış olabilir; bir kez bu kalınlaşma oluşunca eşeysel seçilim daha büyük boynuz benzeri yapıyı yeğlemiş olabilir (Şekil 21.10).

2. *Bir özellik diğer uyumsal özelliklerin gelişimsel bir yan ürünüdür.* Bu özellik başlangıçta uyumsal olmayabilir, fakat biraz sonraki noktada, uyumsal bir işleve hizmet etmek için devreye sokulabilir ya da değiştirilebilir. Örneğin, böcekler azotlu atıkları kristal ürik asit şeklinde boşaltarak, amonyak ya da üre olarak boşaltmaya göre daha az su kaybederler. Ürik asidin beyaz rengi değil ama boşaltımı kesinlikle bir uyarlanımdır. Bununla birlikte, beyaz lahana kelebeği (*Pieris rapae*) gibi ürik asidi kanat pullarında tutarak kanatlara termoregülasyonda ve muhtemelen diğer işlevlerde rol oynayan beyaz rengi verir.
3. *Bir özelliğin atasal işlevi onun modifikasyonuna neden olacak şekilde vurgulanabilir.* Bu durum özellikle, eğer atasal bir özelliğin herhangi bir diğer işlevi kaybolmuşsa olasıdır. Örneğin, kertenkeleler avını yakalamak için ilkel biçimde dilini kullanır. Çoğunlukla kemosensor işlev için kullanmak üzere (ve değiştirilmiş) dillerini serbest bırakan ve et obur iri kertenkeleleri içeren soy hattı avını çeneleri ile yakalar (Schwenk 1993). Birçok yılanda kas ve kemikler tarafından oluşturulan bir sistem dişleri taşıyan çene kemiğini avı ağzına çekmek için ileri ve geri doğru hareket ettirebilir. Bu özellikler çıngıraklı yılan gibi engereklerde öne çıkarılır, bunlarda aynı aygıt av ve bazen avcılar üzerine öldürücü etki için kullanılan tek büyük bir oyuk zehir dişinin bulunduğu kısaltılmış çene kemiğini çevirir (bkz. Şekil 11.3).
4. *Atasal bir özelliğin çoklu işlevlerinin ayrılması* onu işlevsel kısıtlamalardan kurtarır ve ayrıntılandırılmasına neden olabilir. Örneğin, birçok "reptil"in hareket kasları kaburgayla birleştirilmiştir, bu yüzden hayvanlar koşarken yeteri kadar nefes alamazlar. Kuşlarda ve memelilerde kas ilaveleri omurga üzerindeki yapılara yer değiştirmiştir, böylece nefes alma ve koşma (ya da uçma) ayrılmıştır ve birçok soy hattı hızlı hareket ile ilişkili özellikleri evrimleştirmiştir (Gallis 1996). David Wake (1982) semenderlerin (Plethodontidae) en büyük ailesinde ciğerlerin kaybedilmesinin dilin evrimleşmesi üzerindeki işlevsel kısıtlamayı kaldırdığını öne sürmüştür. Diğer semenderlerde dili destekleyen kemikler havanın akciğerin içine ve dışına hareketi için de kullanılır. Plethodontid'lerde akciğerleri havalandırmak için artık kullanılmayan hiyobranşiyal iskelet katlanmış bir yapıdan büyük oranda uzatılabilen bir küme uzun öğeye dönüştürülmüştür. Bu değişim Plethodontidler'in dillerini ileri doğru fırlatarak avlarını yakalamalarını sağlar. Bir dalın üyeleri, bolitoglossine'ler, olağanüstü uzun dillerini omurgalılarda bilinen diğer herhangi bir hareketten çok daha büyük bir hızla fırlatabilirler (Şekil 21.11).
5. *İkilenme sonucu farklılaşma* genler ve proteinler düzeyinde olduğu gibi morfolojik düzeyde de çeşitlenmeye neden olur (bkz. Bölüm 19). Örneğin bir memelide dişlerin çeşitliliği, çok sayıda işlevsel olasılık sağlar: köpek dişleri delerken öğütücüler dilimler ve öğütür. Fil dişleri gibi bazı dişler yemek yemeden çok sosyal etkileşimler için kullanılır.



Şekil 21.11 Akciğersiz bolitoglossine semenderi (*Hydromantes supramontis*) avını olağanüstü uzun dili ile yakalar. Dilin hızlı uzaması semenderlerin diğer ailelerinde akciğerlerin hava vermesinde önemli rol oynayan değiştirilmiş hiyobranşiyal bir aygıt ile başarılmaktadır. (Deban vd. 1997'den, S. Deban'ın izniyle.)

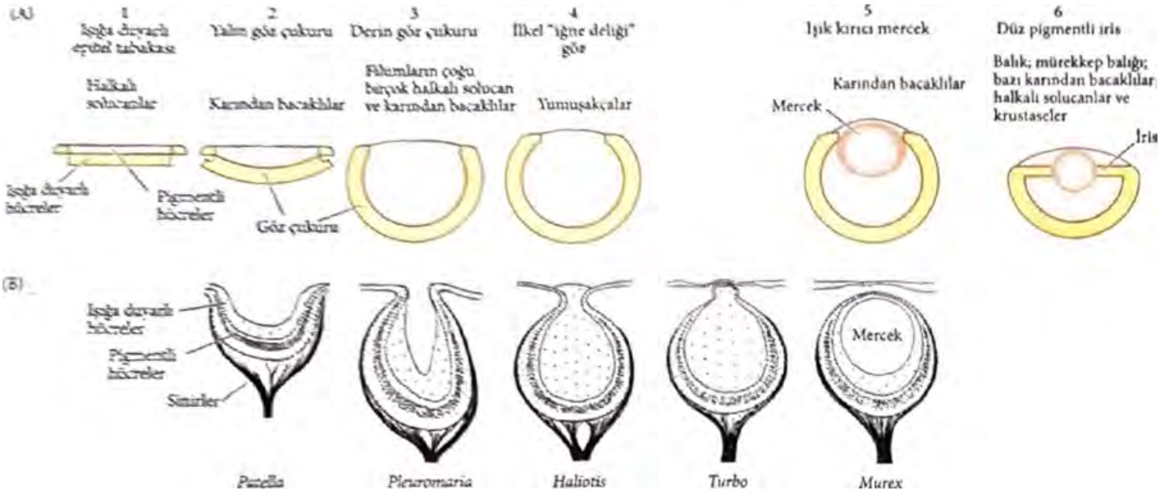
6. Bir özelliğin *işlevindeki bir değişim,* özelliğin yapısında değişime neden olacak şekilde *seçilim düzenini değiştirir.* Daha önce Darwin tarafından fark edilmiş olan bu ilke makroevrimde en önemli olanlardan biridir (Mayr 1960) ve canlıların her grubu sayısız örnek gösterir. Bir bal arısının iğnesi değişmiş bir ovipozitor ya da yumurta bırakma aygıtıdır. Deniz kuşlarının ya da diğer birçok sucul kuşların kanatları suda ve havada aynı şekilde kullanılır; penguenlerde kanatlar bütünüyle su altında uçmak için değişmiştir (bkz. Şekil 11.17). Elektrikli yılan balığının (*Electrophorus electricus*) avını öldürme ve kendini elektrik şoku kullanarak koruma yeteneği, kılıç balıkları ailesinin diğer üyelerinin bulanık sularda uyum ve haberleşme için çok daha zayıf elektrik alanları üretme yetilerinin ayrıntılandırılmasıdır.

Karmaşık özellikler

Darwin'in evrim kuramına karşı olan en yaygın savlardan biri "indirgenemez karmaşıklık" şeklinde belirtilen önermeye dayanmaktadır: karmaşık bir canlı özelliğinin verimli bir şekilde çalışmasının ancak o özelliği oluşturan bütün parçaların düzenli bir şekilde çalışması ile mümkün olabileceği ve böylece karmaşık bir özelliği oluşturan parçalardan bazılarının eksilmesi ya da değişmesi durumunda canlının başarımında azalma olacağı önermesi. Bu önermeden yola çıkan evrim karşıtları, özelliklerin bütün parçalara en baştan sahip olmaları gerektiğini ve işlevsel olan karmaşık bir özelliğin mutasyon sonucunda tek bir adımda gerçekleşmiş olamayacağını belirtmişlerdir.

Bu olası sorunu ilk fark eden kişi Darwin'in kendisi olmuş ve *Türlerin Kökeni* adlı kitabında şunları yazmıştır: "Değişik uzaklıklara uyum için odaklanabilen, farklı miktarlarda ışık alabilen, şekil ve renk hatalarını düzeltebilen benzersiz bir yapıya sahip olan gözün doğal seçilim ile oluşmuş olacağını düşünmenin, insana son derece saçma geldiğini özgürce itiraf ediyorum". Fakat, daha sonra Darwin hayvan gözlerinden örnekler vererek kanıtlar sunmuş ve şöyle devam etmiştir: "Eğer mükemmel ve karmaşık bir gözden mükemmel olmayan ve basit olan bir göze doğru sayısız kademenin olduğu ve her bir kademenin sahibine bir yarar sağladığı gösterilirse, ve ayrıca, gözlerin küçük farklılıklar gösterdikleri ve bu farklılıkların kalıtsal olduğu (ki öyledir) gösterilirse; ve eğer, gözdeki çeşitlilik ve değişimler değişen yaşam koşulların altında bir hayvana yarar sağlıyorsa, o zaman mükemmel ve karmaşık bir gözün doğal seçilim yolu ile oluşmuş olması, hayal gücümüzle aşılması güç olsa da, gerçek olarak algılanabilir."

Darwin'in iddiası daha sonra yapılan araştırmalarla tümüyle desteklenmiştir (Osorio 1994; Nilsson ve Pelger 1994 gibi). Çeşitli hayvanların gözleri, basitçe ışığa duyarlı hücrelerden tutun da (bazı yassı solucanlarda, halkalı solucanlarda ve diğerlerinde); kase benzeri ya da iğne deliği kamera benzeri gözlere (knidaryalarda, yumuşakçalarda, kafadan bacaklılarda ve diğerlerinde); knidarya, salyangoz, çift kabuklu, poliket solucanlarda, eklembacaklı ve omurgalılarda ayrı ayrı evrim-



Şekil 21.12 Karmaşık gözlerin evriminde ara basamaklar. (A) Işığa duyarlı yalın bir epitel tabakasından göz çukurunun derinleşmesine (ışık kaynağının yönü hakkında gittikçe daha fazla bilgi sağlayan) kadar çeşitli hayvanlarda göz gelişim basamaklarının şematik gösterimleri. Sonuç olarak daha iyi odaklama için pigmentli bir irisi ve kırıcı bir merceği içeren "iğne gözü kamera"ya doğru kademeli bir evrim vardır. (B) Bu basamakların çoğu bu çizimlerde görüldüğü gibi çeşitli gastropod türleri arasında bulunabilir. (A Osorio 1994'den; B Salvini-Plawen ve Mayr 1977'den.)

leşmiş olan ve nesneleri kesin bir şekilde belirleyebilen "kapaklı" gözlere kadar değişik göz biçimleri bulunmaktadır (Şekil 21.12). Açıkça görünüyor ki gözün evrimleşmesi o kadar da olanaksız değildir! En basitten en karmaşığa kadar fotoreseptörlerdeki çok sayıda değişim uyumsal bir işlev sağlamaktadır. Basit epidermis fotoreseptörleri ve hücreleri yavaş hareket eden ya da yeraltı hayvanlarında oldukça yaygın bulunmaktadır; daha detaylı yapılar daha hareketli hayvanlarda tipiktir. Basit bir gözün nasıl uyumsal olabileceği gizi artık büyük bir bilinmeyen değildir.

Evrim karşıtı sav, karmaşık sistemlerin evriminde ara basamaklar bulunduğunu ve bunların uyumsal değeri olduğu kanıtını görmezden gelmektedir. Aynı zamanda bu sav, başlangıçta sadece üstün olan bir işlevsel kompleksin bir öğesinin, diğer özelliklerin onunla işlevsel olarak bütünleşmek için evrimleşmesinden dolayı vazgeçilmez olabileceğini göz ardı etmektedir. Çok sayıda hayvanın gözünde mercek bulunmadığı halde, bu hayvanlar bir merceğin sağladığı görsel keskinlik olmadan da yaşamlarını pek ala sürdürebilmektedir. Fakat kartallar için mercek vazgeçilmezdir çünkü onların avlanma biçimleri yalnızca böyle bir görsel keskinlikte kazanılabilmiş ve mümkün olabilmiştir. Kartallar ve memeliler karmaşık bir gözün öğelerine bağımlılık *kazanmıştır*. Bu bağımlılık, aslında, çoğu kez kaybolmuştur: toprak altında ve mağaralarda yaşayan çok sayıda omurgalının yozlaşmış gözleri vardır.

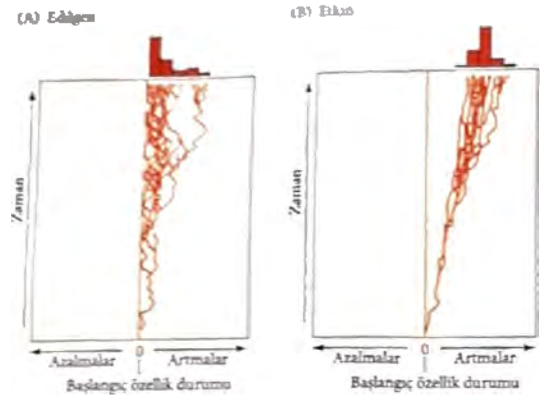
Eğilimler ve İlerleme

Türlerin Kökeni'nin yayınlanmasından sonra, evrimin tarihsel gerçekliğini kabul edenlerden pek çok kişi, epeyce bir süre için kitabı ilerlemenin evrensel bir tarihi olarak görmüşlerdir. Büyük varoluş zincirinde insan, meleklerin hemen altında en önemli dünyasal halka olduğundan dolayı, insanlar evrimin en yüce başarısı (Batı Avrupalılar da insan evriminin en gelişmişi) olarak görülmüşlerdir. Darwin, evrimde ilerlemenin ya da ilerlemenin gerekliliğini yadsıyarak kendisini çağdaşlarından ayırmıştır (Fisher 1986), fakat neredeyse herkes, ilerlemeyi evrimin esas, hatta belirleyici, bir özelliği olarak görmüştür. Bu bölümde, evrimdeki eğilimlerin doğasını ve olası nedenlerini inceleyeceğiz ve evrimsel ilerleme kavramının anlamlı olup olmadığını soracağız.

Eğilim nesnel olarak zaman içinde oluşan yönlü bir kayma olarak tanımlanabilir. "İlerleme" ise aksine, daha iyiye gitme anlamına gelir ve bu durum "daha iyi"nin ne anlama gelebileceği konusunda bir değer yargısı gerektirir. Eğilimleri tartıştıktan sonra, evrimsel "ilerleme"nin ne olduğunu kabulleneceğiz.

Eğilimler: Çeşitleri ve nedenleri

Eğilimi zaman boyunca bir daldaki özelliğin ortalama değerindeki sürekli yönlendirilmiş değişim ya da büyük bir olasılıkla onun maksimum (ya da minimum) değeri olarak dikkatte alacağız. Filogenetik olarak **yerel eğilim** bireysel bir dal için



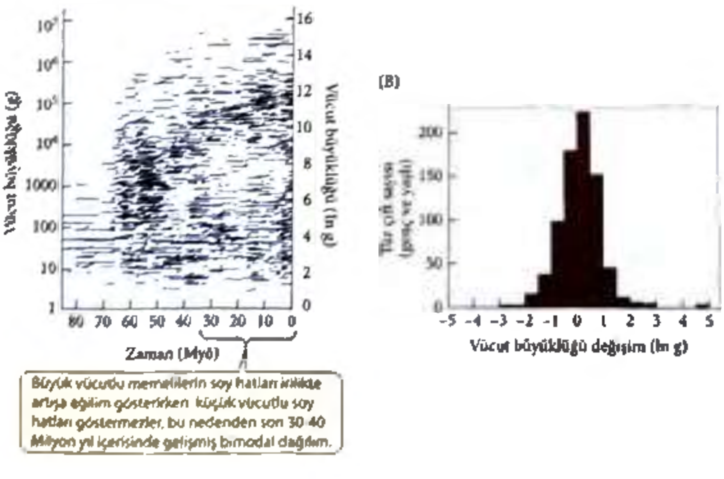
Şekil 21.13 Bir dalın çeşitlenmesinin bilgisayar benzetimleri. (A) Edilgen eğilim. Bir özelliğin her iki yöne hareketi eşit olasılıklıdır, fakat özellik değeri soldaki sınırdan ileri gidemez. Ortalama artar fakat pek çok soy hattı başlangıç özellik değerini korur. (B) Etkin eğilim. Özellik değerlerinin bütün yayılımı doğal seçilim gibi bir etkenin neden olduğu bir yanlılık nedeniyle değişim yönünde kayar (McShea 1994'den).

geçerlidir, **küresel eğilim** ise tüm yaşamın ayırt edici özelliğidir. Bütün zamanlarda tüm evrimleşen soy hatlarında aynı yönde değişim içeren eğer varsa birkaç birörnek (UNIFORM) evrimsel eğilim vardır. Bununla birlikte net eğilimler iki yönde fakat bir yönde diğerinden daha sık evrimleşen bir özellik ile ayırt edilmiştir.

Eğilimler edilgen ya da etkin olarak sınıflandırılabilir (Mc Shea 1994). **Edilgen eğilimde** dal içindeki soy hatları eşit olasılıkla her iki yönde evrimleşir, fakat eğer bir yönde aşılmaz bir sınır varsa (Örneğin, olası en az vücut büyüklüğü), soy hatları arasındaki çeşitlilik yalnızca bir yönde değişebilir. Değişke (varyans) genişlediği için buna bağlı olarak ortalama ve maksimum da büyür (Şekil 21.13A). Ortalamanın artmasına karşın bazı soy hatları atasal özellik değerini hemen hemen korur. Diğer taraftan **etkin eğilimde** soy hattı içinde bir yönde ki değişimler diğer yöndekinden daha olasıdır (yani, bir yöne bir "sapma" vardır), böylece maksimum ve minimum özellik değerlerinin her ikisi de ortalama boyunca değişir (Şekil 21.13B). Etkin ya da edilgen eğilimlerin birçok nedeni olabilir. *Mutasyon ve genetik sürüklenme* yoluyla oluşan yansız (nötr) evrim, soy hatları arasında artan değişke ile sonuçlanır (bkz. Bölüm 12) ve eğer çeşitlilik Şekil 21.13 A'daki gibi sınırlandırılmışsa edilgen bir eğilim oluşturabilir. *Birey seçilimi* soy hattı içindeki bütün değişimlerden sorumlu olabilir ve bazı soy hatları için yararlı olan ya da olmayan atasal özelliklere bağlı olarak edilgen ya da etkin eğilimle sonuçlanabilir. Bir dalda türler arasındaki ortalama özellik durumu türleşme ya da ortadan kalkma hızları ile korelasyona bağlı olarak ayrıca değişebilir (bkz. Şekil 11.16). Özellik, hız farkına neden olabilir (geniş anlamda TÜR SEÇİLİMİ; bkz. Bölüm 11) ya da sadece hız farkına neden olan başka bir özellik ile korelasyon gösterebilir. Bu süreç toplumlar içindeki bağlı genlerin birbirine ilişerek sıklıklarının artıp azalmasına benzer bir şekilde **türlerin bir birine ilişerek birlikte yolculuk yapması** (species hitchhiking) olarak tanımlanmıştır (Levinton 2001).

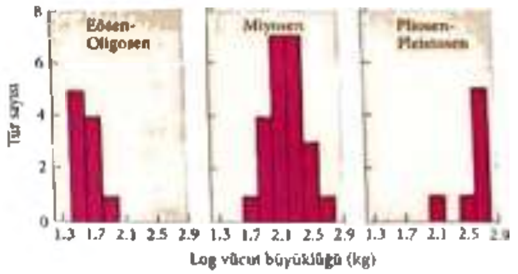
Eğilim örnekleri

Memelilerin vücut büyüklüğündeki artışlar edilgen eğilim gösterebilir. Paleontologlar uzun yıllar önce birçok hayvan grubunda türlerin maksimum vücut büyüklüklerinin zaman boyunca artma eğiliminde olduğuna dikkat çekmiştir. COPE KURALI olarak isimlendirilen bir eğilim. Kuzey Amerika geç Kratese ve Sönozoik memelilerinin 1534 türünün vücut büyüklüklerinin taşıl kayıtlarında bulunma zamanlarına karşı grafiği böyle bir edilgen eğilim gösterir (Şekil 21.14 A). K/T (Kratese/tersiyer) kitlesel yok oluşundan önce memeliler küçüktü ve daha düşük büyüklük sınırı



Şekil 21.14 Edilgen eğilim: geç Kratese Amerikan memelilerinde Cope kuralı. (A) 1534 türün her birinin zaman ve uzay boyutunda uzaması ve vücut kütleleri bir çizgi olarak gösterilmiştir. (diş büyüklüğünden kestirildiğine göre). Senozoik boyunca varlığını sürdüren küçük memelilere rağmen zamanla büyük türlerin sayısında bir artış vardır. (B) Vücut kütlesindeki değişimler (eksi ya da artı) aynı cinslerdeki yaşlı ve genç türlerin 779 çifti için çizilmiştir. Artı değerdeki değişimler eksi değerdeki değişimlerden kayda değer düzeyde daha fazladır ve bu artan büyüklüğe doğru eğilimin nedeni olarak doğal seçilimi gösterir. (Alroy 1998'den.)

nerede ise o zamandan beri hemen hemen aynı kalmıştır. Bununla birlikte, memelilerin çeşitlenme patlaması başladığı zaman ortalama ve maksimal büyüklükleri, özellikle K/T yok oluşundan sonra artmıştı. Aynı cinslerdeki yaşlı ve genç türlerin (olası ata-torun çiftler) 779 eşleştirilmiş çift arasında vücut büyüklüğündeki değişimler her iki yönde oluştu, fakat artışa doğru önemli oranda sapıyordu (Şekil 21.14B). Bu yönlü değişim, eğilimin genetik sürüklenmeden çok doğal seçilim nedeni ile olduğunu kuvvetle gösterir.



Şekil 21.15 Etkin eğilim: At ailesi Equidae'de Cope kuralı. Ailedeki vücut büyüklüklerinin tüm dağılımı Sönozoik sırasında büyük vücut ölçülerine doğru kaydı. (McShea 1994'den.)

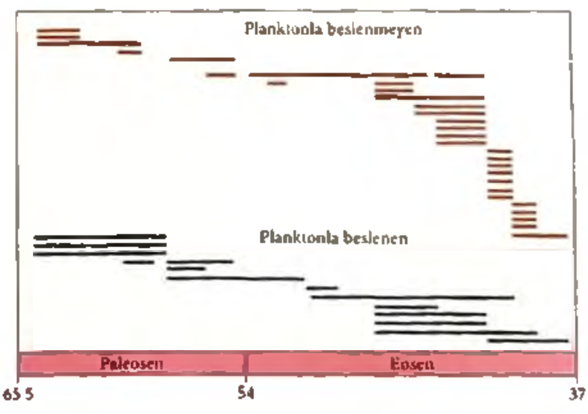
Bütün memeliler için bir arada ele alınmış veriler edilgen eğilimi gösterirken, at ailesindeki (Equidae) vücut büyüklüğü etkin eğilime uyar (MacFadden 1986; McShea 1994). Yalnızca maksimum ve ortalama değil, minimum büyüklük de Senozoik sırasında arttı (Şekil 21.15). Ata-torun eşleşmesi vücut büyüklüğünde azalmadan çok vücut büyüklüğünde artış gösterdi.

Bu eğilimler bireysel seçilime atfedilebilir. Tür seçiliminden dolayı eğilime iyi bir örnek, Sönozoik gastropodların birçok dalında planktonla beslenmeyen türlerin planktonla beslenen türler arasındaki oranda artış eğilime güzel bir örnektir (Şekil 21.16). Bir planktonla beslenme yayılım evresi göstermeyen türler yok oluş için planktonla beslenen türlerden (planktonik larva olarak beslenen türler) daha duyarlıdır. Bununla birlikte, büyük olasılıkla düşük yayılım hızı toplumlar arasındaki gen akışını azalttığından, bu yüksek hızda türleşme ile fazlasıyla dengelenir (Hansen 1980; Jablonski ve Lutz 1983).

Türlerin ilişerek yolculuğu (hitchike) ile soy hattı ayrılmalarına bağlı eğilimler büyük olasılıkla çok yaygındır. Çünkü eğer her hangi bir özellik, türleşme ya da yok olma hızı üzerine etkisine bağlı olarak türler içinde bir dalın diğer dallardan daha zengin duruma gelmesine neden olursa, o zaman bu dalın diğer bütün özellikleri daha yüksek sıklığa doğru eğilim gösterecektir. Örneğin, helozonik, emici ergin ağız parçaları, Lepidopterlerin (güveler ve kelebekler) bir özelliği olması nedeniyle böcekler arasında daha yaygınlaşmış olabilir Lepidoptera larvaları otoburdur ve otoburluk böceklerdeki yüksek çeşitlenme hızı ile ilişkilidir (Mitter vd. 1988; bkz. Bölüm 7). Böylece emici ağız parçalarının artan sıklığı otoburluğa iliştirilmesinin bir sonucu olabilir.

Edilgen eğilimleri zorunlu kılan sınırlar, işlevsel ya da gelişimsel genetik kısıtlara bağlı olarak ortaya çıkabilir. Örneğin, küçük bir hayvan büyük yüzey hacim oranına bağlı olarak, yüksek vücut sıcaklığını koruyamayacağından, en küçük kuşlar ve memeliler vücut büyüklüğünün en alt işlevsel sınırına ulaşmış olabilir. Ek olarak, MANDALLI ÇARK (geri dönmeyi engelleyen mekanizmalar) gibi işlev yapan gelişimsel yolaklar evrimleşebilir. Örneğin böceklerin toraks segmentleri, bireysel gelişim kimliklerini kazanmıştır, atasal eklembacaklılar için ifade edilen türdeş (homojen) durumun yeniden kazanılması olası değildir. En aşırı epigenetik MANDALLI ÇARK (rachet) büyük olasılıkla aynı formda tekrar evrimleşmesi olası olmayan karmaşık özelliklerin evrimsel kaybı ile gösterilir (Dollo yasası). Bazı bu tip evrimsel değişimler *geri dönüşümsüz* olabilir (Bull ve Charnov 1985). Örneğin kertenkele ve yılanlar arasında yumurtlayan atalar birçok kez canlı-doğuran (vivipar) nesillerin ortaya çıkmasını sağlamıştır fakat bunun tersinin tek bir örneği bile yoktur (Lee ve Shine 1998).

Şelkil 21.16 Tür seçiliminin neden olduğu bir eğilim. Çubuklar sarmal kıvrımlı salyangozun taşıl türlerinin stratigrafik dağılımını gösteriyor. Planktonla beslenmeyen türler kısa sürekliliğe sahip olmasına rağmen, daha yüksek hızda türleşme ile ortaya çıktılar, böylece planktonla beslenmeyen türlerin planktonla beslenen türlere oranı zamanla arttı. (Hansen 1980'den.)



Yaşam tarihinde büyük eğilimler var mıdır?

Herhangi bir eğilim ya da yön yaşamın bütün evrimsel tarihinin ayırt edici özelliği olabilir mi? Pek çoğu öne sürülmesine karşın, hiçbir birörnek etkin eğilimin ayırt edilemediğini söylemek büyük olasılıkla güvenlidir. Çünkü her olası eğilim için istisnalar verilebilir. Yine de, geçmişte farklı zamanlarda yaşamdan (önce ve sonra) alınan anlık görüntülerden genelde yönü yeterli biçimde kararlı evrimleşen herhangi bir özellik olup olmadığı sorulabilir. Bazı olasılıkları düşünelim (bkz. McShea 1998; Knoll ve Bambach 2000).

KARMAŞIKLIK. Anatomik karmaşıklık, canlının oluştuğu farklı parçaların sayısıyla orantılı ve düzenlenmenin bozukluğuna bağlı olarak düşünülebiliyor olmasına karşın farklı canlılar arasındaki karmaşıklığı tanımlamak, ölçmek ve karşılaştırmak zordur (McShea 1991).

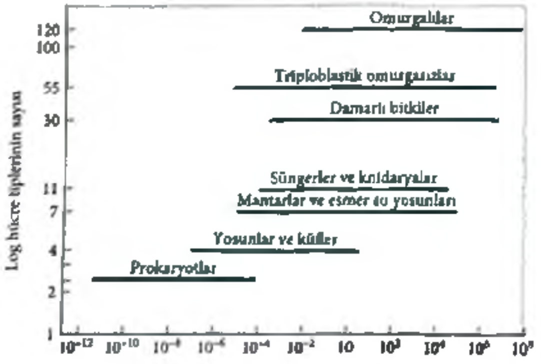
Tüm yaşam formları arasında karşılaştırmayı düşünebileceğimiz birkaç özellik arasında DNA içeriği, DNA'daki şifreleyen dizilerinin (genler) ve hücre tiplerinin sayısı vardır. Bacteria ve Archaea'nın genomu, düşük bir DNA içeriğine ve pek çok ökaryotunkinden daha az sayıda işlevsel gene sahiptir. Bakteri türleri arasında ki genom büyüklüğünün dağılımı (yaklaşık 0.6'dan 8.6 Mb (megabaz)'a kadar), ökaryotlar arasındakinden daha küçüktür ve en küçük genomlu bakteri taksonları yaptıkları işlevleri konakları tarafından sağlanan birçok genini kaybetmiş parazitler ya da endosimbiyontlardır (Moran 2002). Şimdiye kadar prokaryotlarda daha fazla gen sayısına doğru etkin eğilimin olduğuna dair bir kanıt yoktur. Ökaryotlar DNA içeriği bakımından 200,000-kat fark gösterir ve DNA içeriği ile fenotipik karmaşıklığın herhangi bir göstergesi arasında ilişki yoktur. Her ne kadar maya ve nematod *C. elegans* gibi canlılar omurgalılardan çok daha küçük genoma sahip olsalar da, 2910 Mb lık insan genomu yalnızca bazı semenderlerin yaklaşık %18'i ve Afrika ciğer balıklarının yaklaşık %2'si kadar DNA ya sahiptir ve 670,000 Mb ile protist *Amoeba dubia* tarafından gölgede bırakılır.

Şimdiye kadar çok az ökaryotik genom farklı işlevsel genlerin sayısındaki filogenetik eğilimleri aramak için dizilenmiştir, fakat bu sayıların total DNA içeriği ile ilişkili olmadığı açıktır (Saccone ve Pesole 2002). Maya *Saccharomyces cerevisiae*, nematod *C. elagans*, ve meyve sineği *Drosophila melanogaster* oldukça düşük gen sayısına sahiptir (sırası ile yaklaşık 5,885, 19,100, ve 13,600 olarak hesaplanmıştır). Fakat omurgalıların gen sayısının büyük oranda değişmediği görülür: insan genomu için hesaplanan gen sayısı (30,000), **kirpi balığı (puffer fish)** (31,000) ya da fare (22,444)'nin kinden büyük oranda farklı değildir. Eğer pirinç yapılan kestirimler (32,000 'den 50,000'e kadar) geçerli bir kanıt ise, bitkiler hayvanlardan daha fazla gene sahiptir. Genellikle, ökaryotik genomlardaki farklı gen sayılarının omurgalıların ya da belki de genel olarak hayvan çeşitliliğinin başlangıcından bu yana büyük ölçüde arttığını gösteren çok az kanıt vardır. Benzer şekilde, ayırt edilebilir farklı hücre tiplerinin sayısı hayvan ve bitkilerde, protist ve funguslardan daha fazla ve omurgalılarda birçok omurgasız filumlara göre daha fazla olabilmesine karşın (Şekil 21.17), filumlar prekambriende ilk kez ortaya çıktığından, hayvanlar aleminde genelikle çok daha az olmak üzere, bu özelliğin herhangi bir filumda zamanla artmış olup olmadığını bilmiyoruz.

Eğer yalnızca prokaryotları içeren erken Prekambriyen yaşam ile Kambrien ve Post-Kambrien canlılarını karşılaştırırsak, morfoloji düzeyinde benzer olarak daha büyük karmaşıklığa doğru edilgen bir eğilim olmuştur. Yaşam tarihinde HİYERARŞİK ORGANİZASYON'nun düzeyinde maksimum bir artış olmuştur, böylece aşağı düzeydeki bireylerin işlevsel olarak bütünlenmiş birlikteliklerini içeren varlıklar oluşmuştur (Maynard Smith ve Szathmary 1995; McShea 2001): ökaryotik hücreler, bir prokaryotik hücre birlikteliğinden evrimleşmiştir, farklılaşmış hücre tipleri ile çok hücreli canlılar tek hücreli atalarının bir araya gelmesinden evrimleşmiştir ve birkaç çeşit çok hücreli canlı (örnek; sosyal böcekler, insanlar) birliği yüksek oranda **bütünleşmiş** kolonileri oluşturur. Bu değişimler soy hatlarının büyük bir çoğunluğunun katılmadığı yalnızca birkaç evrimsel olguyu gösterir. Aksine, Kambriyen hayvanlarının anatomik karmaşıklığı, yaşayan formlarla karşılaştırılabilecek kadar fazlaydı ve pek çok özellik sayısız dalda yalınlaşmaya ya da kaybolmaya doğru evrimleşti (bkz. Bölüm 3). Yüksek bireysel taksonlarda net eğilimler için yapılan birkaç testten birinde memelilerin omurgasında karmaşıklığının yaklaşık eşit sıklıkta artmış ve azalmış olduğu bulundu (McShea 1993).

Anatomi sürekli olarak daha karmaşık hale gelmediyse, davranışların karmaşıklığı artmış mıdır? Şu anda Kambriyendekilerden daha fazla öğrenebilen ya da

Şekil 21.17 Çeşitli canlı gruplarında vücut ağırlıkları aralığına karşı çizilmiş ayırt edilebilir farklı hücre tiplerinin sayısı. Her iki değişken logaritmik ölçekte çizilmiştir. Omurgalılar gibi bazı grupların daha fazla hücre çeşidi olmasına rağmen bu gruplar içerisinde sayının evrimsel zaman boyunca arttığına ilişkin çok az kanıt vardır. (Bonner 1988'den.)



daha karmaşık sosyal etkileşimlerde bulunabilen türler bulunmasına karşın, davranışsal karmaşıklıktaki kapsamlı değişimler üzerine ışık tutan birkaç filogenetik analiz yapılmıştır. Kuşlar, örümcekler ve kısır işçi kastlarını içeren **ösosyal** (eusocial) böcekler de dahil olmak üzere böceklerin çeşitli gruplarında sosyal davranış bireysel (münferit) davranışa (tahminen daha basit) geri dönmüştür (Weislo ve Danforth 1997). Ösosyal davranış Hymenoptera'da pek çok kez evrimleşmiş, fakat daha sıklıkla kaybedilmiştir örneğin, bal arısı genusu *Lasioglossum* da bir kez evrimleşmiş fakat en az altı kez kaybedilmiştir (Danfort vd. 2003). Ösosyalitenin avantajı ya da belki de bazı diğer karmaşık davranışlar için kapasite çevreye bağlı olmalıdır ve her zaman artacağına dair garanti yoktur.

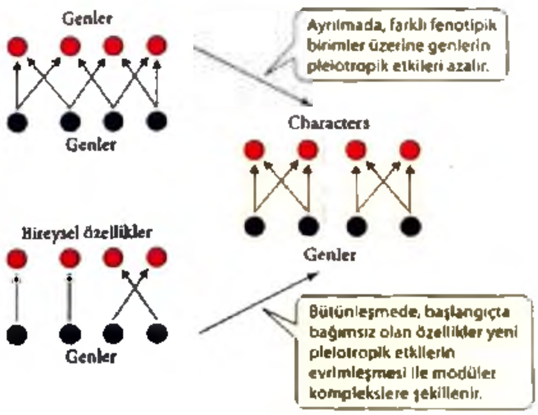
EVRİMLEŞEBİLME. Bazı yazarlar **evrimleşme yeteneğinin**—değişen koşullara uyarlanma yeteneği—evrimleşebileceğini öne sürmüşlerdir. Örneğin özellikler arasındaki genetik korelasyon bazı özellikleri yeni bir duruma hızla evrimleşmekten alıkoyabilir (bkz. Bölüm 13). İşlevsel olarak ilişkili özelliklerin daha yüksek oranda korele olarak (ENTEGRASYON) evrimleşebildiklerini ve böylece değişseler bile işlevsel olarak eşleşebildiklerini düşünebiliriz. Onlar bu durumda daha az bağımsız evrimleşme yeteneğinde olacaklardı (yani daha az "evrimleşebilir"). Diğer taraftan seçilim, yüksek oranda bütünleşmiş özellik ağının her biri birkaç işlevsel ilişkili özelliğe ve her biri bağımsız olarak evrimleşebilen diğer modüllere AYRILMASINI teşvik edebilir (Şekil 21.18). Wagner ve Altenberg (1996) çok hücreli hayvanlarının daha büyük modülariteye doğru evrimleşmeye—bu nedenle daha yüksek evrimleşebilirliğe—yöneldiklerini öne sürdü, fakat bu fikir henüz test edilmedi.

Bununla birlikte evrimleşme yeteneği evrimsel zaman boyunca azalmış olabilir. Örneğin, ekolojik olarak çok iyi özelleşen soy hatları farklı kaynaklara ya da çevresel durumlara adapte olma yeteneğini kaybetmiş olabilir (yani, özelleşme geri dönüşümsüz olabilir: Futuyma ve Moreno 1988). Örneğin, yukarda **heliconiine** kelebeğinin larvalarının Oligosenden beri Passifloraceae'nın özel bir diyetini korumuş gibi göründüklerini not ettik. Bununla birlikte, otobur böcekler ve diğer grupların son filogenetik analizleri, en azından göreli kısa evrimsel zaman ölçeğinde, ekolojik özelleşme ve genelleşme arasındaki geçişlerin her iki yönde de hemen hemen eşit sıklıkla olduğunu öne sürer (örnek, Nosil 2002). Yine, özelleşme sıklıkla yapısal ve biyokimyasal kapasitelerin kaybı ile ilişkili olduğundan, çok uzun bir zaman ölçeğinde geri dönüşümsüz olmuş olabilir. Parazitlerin çok eski soy hatları çeşitli duyu, lokomotor ve biyokimyasal özelliklerin kaybını değişmez olarak gösterir ve yunusların ya da balinaların tekrar karasal habitatlara dönebilme olasılıkları çok uzak görünmektedir.

Evrim geçirme yeteneğinin kaybedilmesinin diğer olası bir nedeni farklı özelliklerin genetik ve gelişimsel temellerinin zaman boyunca daha fazla entegre hale gelmiş olabilmesinin daha büyük genetik korelasyonlara ya da daha uzun ve daha karışık gelişimsel yollara yol açmasıdır (parselasyonun karşıtı; bkz. Şekil 21.18). Gelişimsel bir yoldaki erken basamaklar daha ağır bir "sorumluluk (burden)" taşıdıklarından (sonraki basamaklar onlara bağlıdır ve eğer erken basamaklar değiştirilmişse kolaylıkla yanlış gidebilirler) evrimsel zaman boyunca daha fazla filogenetik açıdan korumalı olabileceği ileri sürülmüştür (Riedl 1978; Wimsatt 1986). Bu hipotez bir daldaki türler arasındaki fenotipik çeşitliliğin zaman boyunca artmaya eğilimli olmasına karşın (aşağıda göreceğimiz gibi), bunu giderek azalan hızlarda yapacağını öngörür.

Günümüzde, evrimsel süreç boyunca evrimleşme yeteneğinin genel olarak değişip değişmediğini belirlemek için çok daha fazla araştırmaya ihtiyaç vardır.

VERİMLİLİK ve UYUMLULUK. Özel bir işleve hizmet eden özelliklerin tasarımındaki ilerlemelere çeşitli örnekler bulunur. Örneğin, memeli benzeri reptiller, memelilerin tipik vücut planında doruğa çıkan yüksek metabolizma ve etkinlik düzeyleri ile ilişkili lokomotor yapılar ve beslenmelerinde



Şekil 21.18 Özellikler ve gen takımları arasındaki etkileşimlerin pleitropik etkilerdeki değişimlerle evrimleşebileceği iki yol. Ayrılmada, farklı fenotipik özellikler üzerine genlerin pleitropik etkileri indirgenir. Böyle değişimler bağımsız özellik evriminin olasılığını arttırır. Bütünleşmede genlerin pleiotopik etkileri artar ve başlangıçta bağımsız olan özellikleri moduler komplekslere biçimlendirir. Bağımsız evrim daha az olası hale geldiğinden bu tür değişimler kısıtlar gibi işleyebilir. (G. P. Wagner 1996'dan.)

eğilimler gösterir (bkz. Bölüm 4). Hızla hareket eden şahinler, süzülerek uçan akbabalar ve havada oduğu yerde durabilen sinek kuşları, *Archaeopteryx* gibi ilkel uçan dinozorlardan (kendi farklı beslenme davranışları ve yaşam tarzlarına uygun çok farklı biçimde uçmalarına karşın) daha etkili uçarlar. Daha yüksek verimliliğe doğru dünya çapında bir eğilim pek ala olabilir (Ghiselin 1995). Bununla birlikte verimlilik ve etkililiğin ölçülmesi zordur ve onlar her zaman koşullar ve çevre ile—canlının türden türe değişen çevre ve yaşam biçimine göre—yön verilen göreve bağlı olarak belirlenmelidir.

Tasarının verimliliği artmış ise, bunun anlamı canlının geçmiştekinden daha iyi uyarlanmış olduğu mudur? Darwin bu olasılığı düşündü; eğer uzun süre önce soyu tükenmiş türler yeniden canlanarak günümüz türleri ile çekişselerdi onların bu çekişmeyi fena halde kaybedeceklerini düşündü. Eğer taşıl kayıtları sonraki taksonlarla ilkellerin çekişme sonucu *yerdeğişiminin* pek çok örneğini sağlasaydı çekişme ile ilgili üstünlüğün evriminin kanıtlarını bulabilirdik -fakat gördüğümüz gibi (Bölüm 7 de), bu model, daha önceki taksonların yok olmasından oldukça sonra diğer taksonların onların yerini almasından çok daha az yaygındır. Toplumlar içindeki doğal seçilim ortalama uyum başarısını attırsa da, (özellikle, göreli başarımı), başarım değerleri her zaman koşullara ve çevreye bağımlıdır. Bir köpek balığı ve bir şahinin ya da hatta kuş avlayan bir şahin ve yarasa avlayan bir şahinin uyarlanma düzeyini anlamlı olarak karşılaştıramayız, çünkü bunlar düz-başlı ve yıldız-başlı tornavidalarda olduğu gibi farklı görevlere uyarlanmışlardır. Bir tür ile onun uzun zaman önce soyu tükenen atalarının uyum başarısını karşılaştırmak, bunlar çok farklı seçici rejimlere maruz kalmış olabileceğinden dolayı aynı derecede zor olabilir.

Aynı şekilde, tür ömrünün uyarlanmadaki artışın bir ölçümü olabileceğini düşünebilmemize karşın, bunun bu şekilde olmasına gerek yoktur. Doğal seçilim bir toplumun, gelecekteki çevrelere değil halen geçerli olan çevreye, uyarlanması sonucunu verir. Böylece seçilim çevresel değişime karşı bir türün güvencesi değildir. Birçok dalda bir cins ya da bir ailenin yaşının, onun yok oluş olasılığını etkilemediğini gördük. Bu da bir soy hattının zaman içerisinde yok oluşa karşı daha dirençli olmadığını gösterir (bkz. Şekil 7.9). Taksonların "arka plan" yok olma hızının Fanerozoik süresince azalmış olduğu doğrudur (bkz. Şekil 7.6). Bu azalma başarımın artışını gösterebilir, fakat ayrıca sonraki taksonlarda sayıca artan türler ya da Paleozoik'deki büyük yok oluşa—eğilimli dalların ölümü ile açıklanabilir. Bu hipotezlerin hiçbiri yok oluş direncinin soy hatları içinde evrimleştiğini öne sürmemizi sağlamaz.

ÇEŞİTLİLİK VE EŞİTSİZLİK. Birçok yüksek taksonun yok oluştan önce yavaş yavaş küçülmüş olmasına ve birçok kitlesel yok oluşun geçici olarak eşitsizliği azaltmasına karşın, Dünya üzerindeki taksonların (tür, cins ve familya) toplam sayısı Mezosoik çağın başlarından (251 mya) itibaren oldukça düzenli olarak artmıştır. Bu artışın olası nedenleri Bölüm 7'de tartışıldı. Daha büyük çeşitliliğe doğru eğilimin yaşamın ortak bir özelliğini tanımladığına dikkat ediniz ve böylece bu, yapısal karmaşıklık gibi canlı bireyleri ya da türlerin özelliklerindeki eğilimlerden nicel olarak farklıdır.

Birçok dalda ve bir bütün olarak yaşamda yalnızca türlerin ve yüksek taksonların sayısı değil, fakat aynı zamanda türler arasındaki fenotipik çeşitliliğin miktarı da artmıştı. (Foote 1997). Bir takson ya da dalın fenotipik çeşitliliğindeki artış (sıklıkla **eşitsizlik = disparity** olarak belirtilir) gerçekten eşitsizliğin bir göstergesi olarak kullanılabilen daldaki taksonların sayısındaki artışlar ile sıklıkla sıkıca ilişkilidir. Morfolojik eşitsizlik ekolojik eşitsizliği yansıtır—evrimsel süreç boyunca işgal edilmiş olan uyumsal zonların çeşitliliği (Knoll ve Bambach 2000). Eşitsizlik, bir dalın geçmişinde, ilk zamanlarda son zamanlara göre daha hızlı artar. Gelişimsel bütünleşme artar ve daha sonra büyük fenotipik değişimlerin evrimleşmesini önler mi ya da sayıca artan türler ana kaynakları tutar ve böylece yeni oluşan türlerin ekolojik ve morfolojik ayrılması için daha az mı yer kalır, bilinmiyor (Foote 1997).

İlerleme sorusu

Evrimi kabul eden birçok insan hâlâ onu aklın ve bilincin ortaya çıkması ile sonuçlanan amaçlı ve ilerleyen bir süreç olarak düşünür. Hatta bazı evrimse biyologlar aydın olma ya da empati gibi kendimizde olan ve büyük övünç duyduğumuz bu

özellikleri gelişmişliğin kriteri olarak almışlar ve bu yönlerde evrimleşme gösterme-yen fakat insan oğlunun ortaya çıkması konusunda katkı sağlayan sayısız soy hattını görmezlikten gelmişlerdir (Rouse, 1996).

İlerleme kelimesi genellikle gelişme ya da iyileşme gibi bir amaca doğru hareketi belirtir. Mutasyon ve doğal seçilim gibi evrimsel süreçler evrime bir amaç aşılayamaz. İnsanların ya da bizim zihinsel yeteneğimizdeki herhangi bir yaratığın, evrimleşmek için tasarlandığını öne süremeyiz. İnsanların -ya da herhangi bir diğer türün-uzun evrimsel tarihinde her basamak pek ala tersi de olabilecek genetik ve çevresel olaylara bağlıydı (Gould 1989). Bu sebeple evrim biyolojisi alanındaki düşünürler sıklıkla insanlığın varlığının herhangi bir anlamda hiçbir zaman önceden kararlaştırılmadığı ve üstelik evrenin yakın menzilinde bir başka insansı türünün varlığının olası olmadığı -özellikle bizim iletişim kurma konusunda en küçük umudumuzun olmadığı—yorumunu yapmıştır (Simpson 1964; Mayr 1988b).

İyileşme anlamında ilerleme bir önyargıyı belirtir ancak, burada insan özelliklerinin diğer türlerinkinden daha iyi olduğu yönündeki dar insan merkezli görüşe karşı dikkatli olmalıyız. Çıngıraklı yılan ya da bıçakbalığı bilinçli olarak düşünebilseydi kuşkusuz, evrimsel ilerlemeyi, zehir dağıtım sisteminin mükemmelliği ya da elektrik sinyali ile iletişim kurma yeteneği ile ölçerdi. Bitki ve mantarların sözünü etmeden hayvan soy hatlarının büyük çoğunluğu, nasıl tanımlanır tanımlansın ve ölçülürse ölçülsün daha yüksek zeka yönünde eğilim göstermezler. uyarlanma olarak görülmesi gereken daha fazla "zekaya" doğru evrimsel bir eğilim göstermezler. İnsan merkezli değerlerimiz ile ilişkili olmayan "ilerlemeyi" ölçmede kullanabileceğimiz evrensel bir kriteri açıkça belirtmek eğer olanaksız değilse bile çok zordur.

Pek çok evrim biyoloğu bu yüzden evrimsel geçmişte nesnel olarak ilerleme bulamadığımız kararına varmıştır (Ruse 1996). Gördüğümüz gibi, karmaşıklık ya da uyumluluk gibi her hangi bir özellikte özellikle etkin eğilimler olmak üzere nesnel eğilimleri bile kanıtlamak zordur. Evrim tarihinin en ayırt edici özelliği tercihen yaşamın yeni biçimlerinin, yaşamanın yeni yollarının, görünüşte sonsuz, mükemmel çeşitliliğin ara vermeden artmasıdır. Bu tarihin muhteşemliği "yaşamın görünüşündeki bu muhteşemliğini yansıtarak" Türlerin *kökenini* bitirmesi için Darwin'e ilham verdi ki "bu dünya sabit çekim yasalarına göre döndükçe çok yalın bir başlangıçtan en güzel ve en muhteşem sonsuz yaşam biçimleri evrimleşmiştir ve evrimleşmektedir".

Özet

1. Çoğu özelliğin evriminin ortalama hızı, uzun dönemlerde gerçekleşen küçük değişimlerin (durağanlık), kısa dönemlerde gerçekleşen hızlı evrimle ortalaması alındığından çok düşüktür ya da özellik ortalaması, uzun vadede yönlü değişim olmadan dalgalanır. Taşıl kayıtlarında özellik evriminin en yüksek hızları çağdaş toplumlarda gözlenen hızlar ile karşılaştırılabilir ve mutasyon, genetik sürüklenme, doğal seçilim ve türleşme gibi bilinen süreçlerde kolayca açıklanabilir. Türleşmenin süresi tür çeşitliliğindeki artışın gözlenmiş hızlarının nedenini açıklamak için yeterince kısadır.
2. Taşıl kayıtları yavaş değişimin ve kesintili denge olarak isimlendirilen modelin örneklerini gösterir: durağan bir fenotipten bir başkasına hızlı kayma. Seçilime verilen tepkiler türleşmeye bağlı olmadığından, böyle kaymaların çevre yurtlu türleşmenin varlığını gerektirdiği şeklindeki hipotez genel olarak kabul görmez.
3. Durağanlık genetik kısıtlamalar, dengeleyici seçilim (büyük ölçüde habitat izleme nedeni ile), ya da atasal ve yeni türemiş özellik durumlarına sahip toplumlar arasında evrimsel farklılaşmanın yoğun gen akışı sonucu silinmesiyle açıklanabilir.
4. Yüksek taksonlar tek basamakla, makromutasyon sonucu sıçramalarla değil, fakat genetik olarak bağımsız özelliklerdeki çoklu değişimlerle (mozaik evrim) ortaya çıkar. Böyle birçok özellik ara basamaklar boyunca yavaş yavaş evrimleşir, fakat bazı özellikler kısmen büyük etkilere sahip mutasyonlar ile kesintili olarak evrimleşir.
5. Özellikler, çeşitliliğin kökeni üzerindeki sınırlamalar (genetik ve gelişimsel kısıtlar) ya da dengeleyici seçilimin doğurduğu niş tutuculuğunun sonucunda filogenetik olarak korunmuş olabilir.
6. Yeni özellikler başlangıçlarında bile genelde yararlıdır. Genelde vurgulanan ya da yeni işlevler yerine getirmek için var olan özelliklerin değişimi ile ya da bazen diğer yapıların gelişmesinin yan ürünleri olarak evrimleşir. Evrimsel yenilikler sıklıkla bir yapının iki ya da daha fazla işlevi ayrıldığında ya da yapılar işlev ve yapı bakımından ikilendiğinde ve farklılaştığında ortaya çıkar.

7. Göz gibi karmaşık yapılar oldukça küçük, bireysel olarak yararlı adımlarla evrimleşir, diğer yapılar ile işlevsel bütünlük kazanabilir ve böylece vazgeçilmez olurlar.
8. Uzun-vadeli eğilimler, bireysel seçilim ya da bir özelliğin türleşme ya da yok olma hızlarını etkileyen diğer özellikler ile filogenetik birlikteliğiyle iliştirilerek yolculuğu (hitchhiking) sonucunda ortaya çıkabilir. Bir dalda türler arasındaki bir özelliğin sıklık dağılımının tümünün zaman boyunca kararlı olarak bir yöne kaydığı etkin eğilimler, türler arasında çeşitliliğin ve ortalamasının sınıra yakın (örn. dal minimum bir vücut büyüklüğüne yakın başlayabilir) olduğu atasal durumdan geliştiği edilgen eğilimlerden daha az yaygındır.
9. Büyük olasılıkla hiçbir özellik tüm canlılara için ortak olan bir eğilim göstermez. Genom büyüklüğü ve yapısal karmaşıklık gibi özellikler evrimsel tarihte çok önceden beri maksimum düzeyde artmış olduğu için edilgen eğilimler gösterir, fakat böyle değişimler soy hatları arasında göreli nadir ve tutarsız olmuşlardır. Eğilimler hakkında, evrimleşme yeteneği açısından ya da jeolojik zamanda türlerin ya da daha yüksek taksonların ömür uzunluğu gibi uyarlanma belirtileri açısından açık bir delil yoktur. Evrimsel tarihte en fazla dikkat çeken yönlü değişim, tür çeşitliliğinde ve bir bütün olarak ele alındığında canlıların fenotipik ve ekolojik eşitsizliğindeki artıştır (büyük yok oluşlar yüzünden gerileme ile).
10. "İlerleme" bir amac anlamına geliyorsa, o zaman evrimde ilerleme hiç olmayabilir. Eğer iyileşme ya da gelişmeyi kapsıyorsa, halen evrim tarihini bir ilerleme olarak gösterebilecek nesnel bir kriter belirleyemeyiz. Belirli işlevler yerine getirmek için özellikler yetilerini geliştirir fakat bu işlevler her türün ekolojik koşul ve çevresine özgüdür.

Terimler ve Kavramlar

büyük ölçekli evrim
edilgen eğilim
eğilim
eşitsizlik
etkin eğilim
evrimleşme yeteneği
habitat izleme
ilerleme
kesintili denge
küçük ölçekli evrim
küresel eğilim
niş tutuculuğu
sıçramalı evrim
türlerin iliştirilerek yolculuğu
durağanlık
yerel eğilim

İleri Okuma Önerileri

G. G. Simpson'ın *Tempo and mode in evolution*, (Columbia University Pres, New York, 1944), ve B. Rensch'ın *Evolution above the species level* (Columbia University Pres, New York) adlı yapıtları yazarların küçük ölçekli evrim olgusu ile neo-Darwinci kuramı uzlaştırdığı evrimsel sentezin klasik çalışmalarıdır. Stephen Jay Gould'un en büyük yapıtı, *The structure of evlutionary theory* (Belknap Press of Harvard University Pres, Cambridge, MA, 2002) Gould'un modern düşünceyi etkilediği kesintili denge ve diğer büyük ölçekli evrimsel konuları (ve tartışmaya yol açan) bir ele alış biçimidir.

J. S. Levinton, *Genetis, Paleontolgy, and macroevolution* 'da (second edition, Cambridge Universiry Press, Cambridge, 2001) tartışmaya yol açan konular uzerinde kuvvetli bir duruş sergileyerek bu bölümdeki pek çok konuyu tartışır. D. W. McShea "Possible largest-scale trends in organismal evolution: Eight"live hypotheses" (1998, *Annnual Review of Ecology and Systematics* 29: 293-318)'da evrimsel eğilimler üzerine günümüz araştırmalarına iyi bir başlangıç sağlar.

Problemler ve Tartışma Konuları

1. Aslanağzı (*Antirrhinum*) ve geleneksel olarak tanınan Scrophulariaceae ailesindeki akrabaları atalarının gösterdiği radyal simetri durumundan türeyen bilateral olarak simetrik çiçekleri vardır. *Cycloidea* genindeki bir mutasyon aslanağzı çiçeklerinde radyal simetriye neden olur. *Cycloidea* geni haritalanmış ve dizilenmiştir (DNA dizisi belirlenmiştir) ve aslanağzı çiçeklerinin gelişiminde asimetrik olarak anlatım gösterdiği bulunmuştur ve bu gen, büyük olasılıkla çiçek gelişimine katkıda bulunan diğer genleri düzenlemektedir (Luo vd. 1996). Bu genin Scrophulariaceae'de bilateral simetrinin evrimsel kökeninin birinci kaynağı olup olmadığını belirlemek olası mıdır? Bilateral simetrinin sürekli olarak ara basamaklarla ya da bu lokustaki tek bir kesintili değişimle ("sıçramalı olarak") evrimleşip evrimleşmediği nasıl belirlenebilir?

2. İnsanlar ve şempanzeler arasındaki yakın ilişkiye ve onların morfolojik özelliklerinin çoğundaki genetik çeşitliliğe karşın, insanın şempanze morfolojisinde bebek doğurduğunun kaydı yoktur. Eğer insan şempanze benzeri maymundan yavaş yavaş evrimleşmişse bunun oluşmasını bekler misiniz? Değilse niçin?
3. Kanatların yararlı ara basamaklar boyunca aşamalı olarak nasıl evrimleşebildiğini açıklayan evrimsel kaynakları bul ve değerlendir.
4. Bu bölümde sözü edilen durağanlığı açıklamak için önerilmiş üç hipotez nasıl sınanabilir?
5. Bir eğilimin, tür seçilimi ile ya da birey seçilimden kaynaklanıp kaynaklanmadığını nasıl söyleyebiliriz? Edilgen bir eğilimin doğal seçilimi ya da genetik sürüklenme sonucunda gerçekleşip gerçekleşmediğini nasıl söyleyebiliriz?
6. Paleontologlar ve bazı biyologlar yaygın olarak anatomik ayrıntılardan işlev ve hatta davranışlar hakkında çıkarımlarda bulunur. Örneğin iskelet özellikleri soyu tükenmiş bir memelinin (ilkel bir insansı gibi) yüksek derecede, bir dereceye kadar ya da hiç ağaçlarda yaşamadığını belirlemek için sıklıkla kullanılır. Bu çıkarım işlev için hemen hemen mükemmele uygunlukta bir formu (yani, optimal form) varsayar. Bu hipotez kanıtlanabilir mi?
7. Genetik çeşitlilik miktarı, özellikler arasındaki genetik korelasyon, kanalizasyon ya da "evrimleşme yeteneği"ni etkileyebilen herhangi bir diğer özellik açısından iribaş karidesi gibi yaşayan taşılların diğer türlerden farklı olmasını bekler misiniz?
8. İnsan genomundaki farklı genlerin sayısının diğer bazı hayvanlarınkinden büyük oranda farklı olmadığının görülmesi sizi şaşırttı mı? Neden ya da değilse neden?
9. Karmaşıklık ve ilerleme için olası bazı ölçütleri sıralayınız. Şimdi istakoz, solucan, balarısı, koyun, çıngıraklı yılan ve insanı karşılaştırınız. Bu canlılar bu ölçütlere uygun bir ya da daha fazla ölçek boyunca nesnel olarak dizilebiliyor mu? (Onların özellikleri üzerinde arka plan araştırmalar yapmaya gerek duyabilirsiniz)
10. Stephen Jay Gould (1989) ve diğerleri kendi ayırdında olan zeki bir türün (yani, insan) evriminin tarihsel olarak zorunlu olmadığını savlamıştır: geçmişte çok sayıdaki olay farklı olmuş olsaydı, insan olmuş olmazdı. Filozof Daniel Dennett ve diğerleri (1995)'ne göre benzeştirici evrim o kadar yaygındır ki, eğer insan evrimleşmemiş olsaydı, bazı diğer soy hatlarının muhtemelen benzer zihinsel yetenekte türlerin oluşumunu sağlamış olacağını tartışarak buna karşı çıkmışlardır. Siz ne düşünüyorsunuz ve neden? Eğer Gould'un düşüncesi doğruysa ve varsa eğer bunun felsefi anlamı nedir?

Evrimci Bilim, Yaratılışçılık ve Toplum 22



Gerçekten o kadar karmaşık mı? Resimdeki iğnelenerek sabitlenmiş laboratuar örneğinde görüldüğü gibi, bu bombardıman böceği (*Stenaptinus insignis*) kendini karnındaki özel bölgede enzim tarafından katalize edilen kaynayan bir tepkime sonucu püskürten zehirli bir kimyasal yayarak savunmaktadır.

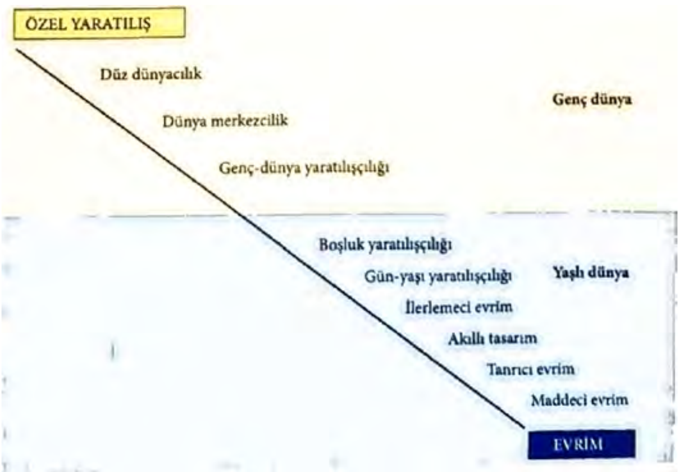
Yaşamın evrimsel tarihinin küçük bir kısmından daha fazlasını biliyormuş ya da evrimin nasıl işlediğini tamamen anlıyormuş gibi davranamayız. Hem tarih hem de işleyişin ayrıntıları hakkında evrimsel biyologlar arasında birçok görüş ayrılıkları bulunmaktadır. Ancak bilim insanları, evrimin tarihsel gerçekliğini—ortak bir atadan tüm canlıların değişim geçirerek türeyişini—bir yüzyıldan fazla bir süredir sorgulamamaktadır. Canlıların evrimi, maddenin atomcu yapısı ya da Yerküre'nin Güneş etrafında dönmesi kadar bilimsel bir olgudur. Buna rağmen birçok insan evrime inanmamaktadır. Amerikalıların % 40'ı insan türünün diğer primatlarca da paylaşılan ortak bir atadan (ve diğer tüm türlerce de paylaşılan çok daha uzak bir atadan) türediğine değil de tanrı tarafından doğrudan yaratıldığına inanmaktadır. Bu görüşü paylaşan insanlar çoğunlukla yaratılışçılar olarak anılmaktadır. Diğer taraftan, Avrupa'daki birçok insan (İtalya gibi resmi olarak yerleşik bir dini olan ülkeler de dâhil olmak üzere) evrimin gerçekliğini sorgulamamakta ve çoğu zaman evrim hakkındaki bilim karşıtı bu tavrın, teknoloji ve bilimde dünyanın en ileri ülkesinde olması karşısında hayrete düşmektedirler.

Bu bölümde, yaratılışçıların inançlarını ve evrime karşı görüşlerini inceleyecek ve evrim hakkında bu kitabın önceki bölümlerinde sunulan kanıtları gözden geçireceğiz. İnsan toplumunun birçok durumda evrimsel bilimi anlayabilmesine bağlı olduğunu da göreceğiz.

Yaratılışçılar ve Diğer Kuşkucular

Evrime inanmayanların çoğu evrim düşüncesine dinsel inançlarıyla çatıştığı için karşı çıkmaktadır. Bunların da pek çoğu (belki de çoğu) kutsal metinleri harfi harfine ya da neredeyse harfi harfine yorumlayan Hıristiyan, Müslüman ya da (nadiren) Musevi köktendincilerdir. Hıristiyan ve Musevi köktendincilere göre evrim, onların İncil yorumlarıyla özellikle de Tanrının gökleri, yeryüzünü, bitkileri, hayvanları ve insanları altı günde yaratışını konu alan Yaratılış Kitabı'nın ilk bölümleriyle çatışmaktadır. Ancak pek çok Batı dini bu yaratılış betimlemelerini harfi harfine ya da bilimsel değil sembolik olarak anlamaktadır. İnançlı birçok kimse ise evrime inanmaktadır. Onlara göre, Tanrı canlıları doğal bir süreç olan evrim aracılığıyla yaratmıştır. Bazı dini liderler evrimin gerçekliğini kabul ettiklerini açıkça dile getirmiştir. Söz gelimi, Papa Üçüncü John Paul 1996 yılında evrimin geçerliliğini onaylamış ve evrim ile Katolik Kilisesi'nin din bilimsel öğretileri arasında bir çatışma olmadığını vurgulamıştır. (Papa'nın bu mektubu *The Quarterly Review of Biology* 72: 381–406 [1997]'de yayımlanmıştır.) Papa'nın bu konumu genel olarak **tanrıcı evrim** olarak bilinen görüşe yakındır. Bu görüşe göre Tanrı (doğal seçilim gibi) doğa yasalarını yaratmış ve başka bir doğaüstü müdahalede bulunmadan evreni kendi haline bırakmıştır.

Yaratılışçıların inançları büyük bir çeşitlilik göstermektedir (Şekil 22.1). En aşırı uçtakiler, İncil'in her cümlesini harfi harfine yorumlamaktadır. Bunların arasında "genç Dünya" yaratılışçıları da vardır. Bunlar **özel yaratılış**—yaşayan ve yok olmuş her bir türün tanrı tarafından ayrı olarak bugünkü şeklinde yaratıldığını söyleyen öğreti—ve genç bir evren ve dünya (10 000 yıldan genç), dünyayı kaplayan bir tufan ve Nuh'un gemisine inanmaktadır. Bu nedenle bu kişiler sadece evrimi değil (radyoaktif yaş tayini ve evrenin yaşının çok fazla olduğunu söyleyen astronomik kanıtlar da dâhil olmak üzere) jeoloji ve fiziğin çoğu bulgusunu da yadsımaktadır. Bazı yaratılışçılar ise özel yaratılış da dâhil olmak üzere İncil'i harfi harfine yorumlayanların görüşlerinin pek çoğunu paylaşmakla birlikte yerkürenin ve evrenin çok yaşlı olduğunu kabul etmektedir. (Yaratılış Kitabı'nda söz edilen altı günde yaratılışa inanmakla birlikte buradaki her bir günün milyonlarca yıl anlamına geldiğini düşünmektedirler.) Diğer yaratılışçılar ise, mutasyon ve doğal seçilimi ve hatta birbirine çok benzeyen türlerin ortak atadan geldiğini kabul



Şekil 22.1 Özel Yaratılış-Evrim sürekliliği. Genç-Dünya yandaşları Dünya'nın yaşlı değil (milyarlarca yıllık), genç olduğunu (binlerce yıllık) ileri sürer. "Özel yaratılış" yandaşları ise İncil'in harfi hafine gerçeği yansıttığını kabul etme eğilimindedir. (Scott 1997).

etmektedir. Ancak cins, aile gibi daha yüksek taksonların ortak bir atadan evrimleşerek geldiğini reddederler ve bunların çoğu kesin bir şekilde insan türünün Tanrı tarafından kendi görüntüsünde, özel olarak yaratıldığını iddia eder. Bu da onların evrimi önemsemelerinin asıl nedenidir.

Birkaç bilimcinin de dâhil olduğu evrimi yadsıyan bazıları Tanrı tarafından özel yaratılışı açıkça kabul etmez. Bunlardan bazıları, farklı türlerin ortak bir atadan evrimi gibi evrimin bazı yönlerini kabul edermiş gibi gözükürler. Ancak bunlar pek çok biyolojik fenomenin doğal süreçlerle ortaya çıkamayacak kadar karmaşık olduğunu ve bunların ancak **akıllı tasarım** (AT) ile açıklanabileceğini iddia ederler. Bu görüştekiler akıllı tasarımın dinsel değil bilimsel bir kavram olduğunu iddia etmektedir. Ancak düşündükleri tasarımcı maddesel değil, (tanrıya eşit) doğaüstü bir varlıktır.

Eylemci yaratılışçıların çabalarının pek çoğu evrimin okullarda öğretilmesine engel olmaya ya da kendi görüşlerine eşit zaman ayrılmasını elde etmeye yöneliktir. Ancak Amerika Birleşik Devletleri Anayasası'nın eyaletlerin dinsel inançları desteklemesine getirdiği yasak, mahkemeler tarafından yaşamın çeşitliliğinin kökeni hakkındaki İncil'e dayalı ya da açık bir şekilde dinsel olan her türlü yorumun kamu okullarında öğretilemeyeceği şeklinde yorumlanmaktadır. Bu nedenle eylemciler çeşitli gizleme biçimleri kullanmaktadır. Bunlardan biri, evrim hakkında sözde-bilimsel yanlışlamalar olan saldırılardan oluşan "**bilimsel yaratılışçılık**" ya da "**yaratılış bilimi**"dir. Bu savların başarılı olamamasının temel nedeni bunların herhangi bir bilimsel içerikten yoksun olmalarıdır. En yeni gizleme biçimi ise daha önce gördüğümüz, tanrıdan açıkça söz etmeden canlı varlıkların karmaşıklığını akıllı tasarımla açıklama iddiasında olan "akıllı tasarım kuramı"dır.

"Yaratılış bilimi"ne kamu okullarında eşit süre verilmesini sağlamayı amaçlayan yasa tasarıları eyaletlerin yasama meclislerine sunulmuş ama A.B.D. Yüksek Mahkemesi 1987 yılında böyle bir yasayı, bu yasa "bir doğaüstü varlığın insan türünü yarattığını öne süren belli bir dinsel inancı savunarak dine sahip çıkmaktadır" ve bu yasa "belli bir dinsel görüşle uyumlu olacak şekilde bilim müfredatını yeniden yapılandıracak şekilde" yazılmıştır diyerek anayasaya aykırı bulmuştur. Sonuç olarak bugün, yerel ve eyalet yasa yapıcıları bazen zararsız görünümlü ifadeler kullanmak gibi çeşitli yöntemlerle yaratılışçılığı okul bilim müfredatına sokmaya çalışmaktadır. Örnek olarak, 2003 yılında Missouri eyalet meclisine sunulan bir yasa tasarısı "biyolojik köken hakkındaki bilimsel kuram öğretiliyorsa, biyolojik evrim ve biyolojik akıllı tasarım da öğretilecektir ve eşit hak verilecektir" demektedir. (Bu tasarıda ima edilen AT'nin de bilimsel bir kuram olduğudur—böyle olmadığını biraz sonra göreceğiz.) 2003 yılında Kansas senatosuna sunulan bir yasa tasarısı okulları "yaşamın kökenleri ve çeşitliliğini nesnel olarak ve dinsel, doğacı ya da felsefi önyargı ve önkabuller olmaksızın destekleyen bilimsel kanıtların sunulmasını teşvik etmelerini" şart koşmaktaydı. (Bu dil harika bir şekilde aydınlık gibi gözükmektedir—tabii bir koşulla, evrim karşıtlarına göre bilimin özünde "doğacı" bir önyargı vardır—çünkü bilim tanımı gereği olayları doğal süreçler ve yasalarla açıklamaktadır—ve hatta evrim dinsel bir dogmadır.)

Bilim, İnanç ve Eğitim

Bilim müfredatında herhangi bir tür yaratılışçılığın bulunmasına karşı çıkan biyologlar ve diğerleri ifade özgürlüğüne karşı değildir ve dinsel inancı ortadan kaldırmaya çalışmıyorlar. Onlar yaratılış öykülerinin sadece tarih ya da çağdaş toplum gibi derslerde öğretilmesini kabul edilebilir bulsalar da bu inançların geçerli bilimsel hipotezler olmadığını ve *bilim* derslerinde yeri olmadığını savunmaktadır. Maalesef, bilim dersleri almış olsalar da çoğu insanın bilimin ne olduğu ve nasıl işlediğine dair anlayışı çok sınırlıdır. Oysaki, evrim-yaratılış tartışmasında tam da bu anlayışının çok önemli bir yeri vardır.

Popüler inancın aksine, bilim bir olgular toplamı değil doğal fenomenler hakkında bir anlayış edinim sürecidir. Bu süreç, hipotezlerin öne sürüldüğü ve gözlemsel ve deneysel kanıtlarla test edildiği bir süreçtir. Hipotezlerin "kanıtlanması" gibi konuşmaların aksine, bilimcilerin çoğu hipotezlerin mutlak anlamda kanıtlanamayacağı konusunda bilim felsefecileriyle aynı görüştedir. Diğer bir deyişle, bilimciler matematikte olduğu gibi mutlak ve garantili bir kanıt elde edemez. Daha ziyade, var olan verileri o anda en iyi açıklayan hipotez *geçici olarak* kabul edilir

çünkü bu hipotezin değişebileceği, genişleyebileceği ya da yeterli kanıt bulunursa ya da henüz düşünülmemiş daha iyi bir hipotez kurgulanabilirse reddedilebileceği anlayışı bilimciler arasındaki egemen görüştür. Bazen gerçekten de tamamen yeni bir "paradigma" eskisinin yerini alır; mesela 1950'lerde levha tektoniği kıtaların yerlerinin sabit olduğu inancının yerini alarak jeolojide bir devrim yapmıştır. Daha sık rastlanan ise, eski hipotezlerin zaman içinde kademeli bir şekilde değişmesi ve genişlemesidir. Söz gelimi, modern genetiğe yol açan Mendel'in ayrışım ve bağımsız ayrılma yasaları, bağlantı ve indirgemeli bölünme itkisi (meiotic drive) gibi olaylar keşfedildiğinde değiştirilmiş ama "parçacıklara" (genler) bağlı kalıtımın altında yatan ilke bugün de geçerliliğini korumaktadır.

Bu süreç bilimin en önemli ve değerli özelliklerinden birini yansıtmaktadır: eğer bireysel olarak bilimciler bir hipoteze inanıyor olsalar bile bir grup olarak bilim insanları değiştirilemez bir biçimde kendilerini hiçbir inanca adamayacak ve ikna edici aksine kanıtlar olduğunda bu hipoteze olan inançlarını sürdürmeyeceklerdir. Eğer kanıtlar aksini gösterirse düşüncelerini değiştirmek zorundadırlar ve değiştirirler. Gerçekten de, bilim yerleşik düşüncelerdeki küçük zayıflıkların araştırılmasından oluşmaktadır ve bir bilim insanının şöhretine önemli bir hipotezin yetersiz ya da hatalı olduğunu göstermekten daha fazla katkıda bulunabilecek başarı türü sadece birkaç tanedir. Bu nedenle bilim sosyal bir süreç olarak bir denemedir; inanç ve otoriteyi sorgular; öne sürülen görüşleri kanıtlar aracılığıyla sürekli bir şekilde test eder. Bilimsel iddialar gerçekten de doğal bir seçilim sürecinin ürünleridir çünkü düşünceler (ve bilimciler) birbirleriyle yarış halindedir ve böylece bir bilim alanındaki düşüncelerin toplamı açıklama içeriği ve gücü bakımından sürekli büyür (Hull, 1998). Bilim bu açıdan iddialarını test etmek için kanıtlara başvurmayan, belli inançlara, deney ve gözleme dayanmayan bağlılıklarını sarsmak için kanıtlara izin vermeyen ve doğal dünyayı açıklama kapasitesi artmayan yaratılışçılıktan ayrılır.

Bu nasıl olabilir? Bir "akıllı tasarım" yandaşının şöyle dediğini kabul edelim: çok hücreli canlılar tek hücreli canlılarla karşılaştırıldığında o kadar karmaşıktır ki bunlar mutlaka zeki bir tasarımcının müdahalesi sonucu ortaya çıkmıştır. Eğer bu akıllı tasarım yandaşı dünya dışı varlıkların bu işten sorumlu olduğunu iddia etmiyorsa, bu tasarımcı maddi bir varlık değil doğaüstü bir varlık olmak zorundadır. Bu durumda, bu tasarımcı nedir, canlıları yeni özelliklerle nasıl donattı, bunu yapması ne kadar zaman aldı ve bunu neden yaptı? Doğa bilimleri en azından bu tür sorulara yanıt verebilmeyi hayal edebilir (söz gelimi filogenetik ara türleri araştırabiliriz, ilintili özellik farklılıklarını şifreleyecek genlerdeki farklılıkları analiz edebilir, taşıl arayabilir, çok hücreliliğin seçilim açısından yararı hakkında deney yapabiliriz). Fakat AT hipotezi bu tür araştırma fikirleri ortaya koyamaz.

Bilimsel araştırma, deneysel ve gözlemsel verilere dayanarak hipotezleri sınamanın bir yolunu bildiğimizi şart koşar. *Bilimsel hipotezlerin en önemli özelliği onların*—en azından ilkece—*test edilebilir olmasıdır*. Bazen bir hipotezi doğrudan gözlemle sınayabiliriz, fakat çoğu zaman bir süreci ya da nedeni doğrudan göremeyiz (örneğin, elektronlar, atomlar, hidrojen bağları, moleküller ve genler doğrudan gözlenebilir değildir ve DNA kopyalaması sırasında bir mutasyonun oluşumunu seyredemeyiz). Bu tür süreçleri gözlem ya da deneylerin sonuçlarını çekişen hipotezlerce ortaya atılmış kestirimlerle (prediction) karşılaştırarak çıkarsarız. Bu tür çıkarımlar yapabilmek için, bu süreçlerin **doğa yasalarına**—belli koşullar geçerliyken belli tür olayların daima meydana geleceğini belirten ifadeler—uyduğunu kabul etmek zorundayız. Diğer bir deyişle bilim (fizik ve kimya yasalarında örneğini gördüğümüz gibi) doğal fenomenlerin tutarlılığına ya da (en azından istatistiksel olarak) kestirebilirliğine dayanır. Doğaüstü olay ya da varlıkların kabulü, doğa yasalarının varlığını askıya aldığı ya da ihlal ettiği için bilim bunlar hakkında çıkarımda bulunamaz ve—daha doğrusu—bu tür varlık ve olayları kabul eden hipotezlerin geçerliliğini sınayamaz.

Dinin doğal olaylar hakkında bilimsel, mekanistik bir açıklama sağlayamaması gibi, bilimin de doğal fenomenler hakkında olmayan sorulara yanıt veremeyeceğini anlamak önemlidir. Bilim bize neyin güzel ya da çirkin, iyi ya da kötü, ahlaka uygun ya da ahlak dışı olduğunu söyleyemez. Bilim bize yaşamın anlamının ne olduğunu ve doğaüstü bir varlık olup olmadığını da söyleyemez (bkz. Gould 1999; Pigliucci 2002).

Bilim insanları dünya çapında bir tufanın varlığını ya da dünyanın ve tüm canlıların yaşının 10,000 yıldan daha az olduğu gibi bazı özel yaratılışçı savları sınayıp yanlışlayabilir ama bilimciler tanrının var olduğu ya da tanrının herhangi bir şeyi

yarattığı gibi hipotezleri sınayamazlar çünkü bu tür hipotezlerin ne gibi oluşumları kestirebileceğini bilemeyiz. (Bu doğaüstü olanaklılıkları kesin olarak yanlışlayabilecek herhangi bir gözlem düşünmeye çalışın.) Bu nedenle bilim, doğal dünya hakkında açıklamayı arzu ettiğimiz her şeyden doğal nedenlerin sorumlu olduğunu kabul etmek zorundadır. Bu zorunlu olarak METAFİZİK DOĞACILIK—her şeyin *gerçekten* doğaüstü değil doğal nedeni olduğu önkabulü—görüşünü kabul ettiğimiz anlamına gelmez, sadece YÖNTEMSEL DOĞACILIK—bilimsel açıklamalar aradığımızda sadece doğal nedenleri dikkate almamızı söyleyen *işlevselci ilke*—görüşünü kabul etmeyi gerektirir. Yaratılışçılığın temel iddiası olan "biyolojik çeşitlilik doğaüstü güçlerin bir sonucudur" iddiası ise sınanamaz. Bu "akıllı tasarım" kuramı için de aynı şekilde doğrudur. Bu kuram bilimin yöntemleri ile değerlendirilemez.

"Hipotez", "kuram" ve "olgu" gibi terimleri kullandığımız için bunların ne anlama geldiğini anlamamız zorunludur. **Hipotez** bir önerme, bir kabuldür. 1944'den önce, çok az kanıtın desteklediği genetik maddenin DNA olduğu düşüncesi makul bir hipotezdi. 1944'den bugüne, destekleyen kanıtlar arttıkça bu hipotez giderek daha fazla güçlendi. Bugün bu görüşü bir olgu olarak kabul ediyoruz. Basit bir şekilde söyleyecek olursak, **olgu** kanıtlarla çok fazla desteklenerek artık doğruymuş gibi kabul etmemizde hiçbir sakıncası olmayan bir hipotezdir. Diğer bir deyişle, neredeyse hiçbir kuşkuya yer vermeyecek şekilde doğru olduğu "kanıtlanmıştır." Ama sadece "neredeyse." Yoksa akla gelebilecek herhangi bir kuşkuya yer vermeyecek şekilde kanıtlanmış değildir.

Bilimde kullanıldığı biçimde **kuram (teori)** ise, desteklenmeyen bir spekülasyon ya da (popüler olarak kullanıldığı biçimde) bir hipotez değildir. Tersine, bir kuram diğer düşünceleri ve hipotezleri kapsayan ve onları bağdaşık bir doku şeklinde ören büyük bir düşüncedir. Kuram, olgun, akıl yürütme ve çok çeşitli gözlemleri açıklayan kanıtlara dayalı birbiriyle bağlantılı bir tümceler bütünüdür. *Oxford English Dictionary* tarafından verilen tanımlardan biri şudur: "bir grup düşünce ya da olayın açıklanmasını sağlayan düşünce ve ifadeler bütünü; ... bilinen ya da gözlenen bir şeyin genel yasaları, ilkeleri ya da nedenleri olarak bilinen bir anlatım." Böylece atom kuramı, kuantum kuramı ve levha tektoniği kuramı sadece spekülasyon ya da fikirler değil, çok çeşitli olayları açıklayan ve kuvvetli bir şekilde desteklenen düşüncelerdir. Biyolojide birkaç kuram vardır ve kesinlikle evrim bunlardan en önemli olanıdır.

Bu durumda evrim bir olgu mudur yoksa bir kuram mı? Bu tanımların ışığı altında evrim bilimsel bir olgudur. Diğer bir deyişle, ortak atalardan değişim yoluyla tüm türlerin türeyişi son 150 yılda çok sayıda kanıtla desteklenmiş ve tüm testleri başarıyla geçmiş bir hipotezdir, yani bir olgudur. Fakat evrimsel değişimin tarihçesi, canlıların geçirdiği (mutasyon, seçilim, genetik sürüklenme, gelişimsel sınırlamalar vb. hakkındaki) çeşitli değişimleri açıklayabilen bir ifadeler bütünü olan evrim kuramı tarafından açıklanır.

Canlıların çeşitliliği ve özellikleri için sunulan yaratılışçı açıklamalar bilimin yöntemleriyle değerlendirilemeyeceğinden bu görüşe bilim sınıflarında "eşit süre" verilmemelidir. Ayrıca bilimsel olmayan ya da yanlışlığı gösterilmiş olan hipotezlere de eşit süre verilmemelidir. Kimya öğretmenleri simya—kurşun gibi bir elementin büyü yoluyla altın gibi bir başka elemente dönüştürülebileceği hakkındaki eski bir düşünce—öğretmez ve öğretmemelidir; yerbilimleri sınıfları Yerküre'nin düz olduğu hipotezinden söz bile etmemelidir; tarih ve psikoloji öğretmenleri tarihsel olayları ya da kişilik özelliklerini açıklayan astrolojiyi dikkate almamalıdır—her ne kadar bu tür bilim dışı düşüncelere inanan insanlar varsa da. İdeal demokrasi bazıları tamamen yanlış olan ve tamamen pratik nedenlerle bu şekilde anlamamızın zorunlu olduğu düşünceleri kapsayacak kadar genişletilemez. Günlük hayatta, doğaüstü değil doğal açıklamaları benimser ve onlara göre yaşarız. 1692'de Massachussetts eyaletinin Salem kasabasında insanları cadılıktan mahkûm etmiş Püritanlar'dan farklı olarak biz, artık bir kişinin bir cadının büyüsünden etkileneceği ya da şeytani güçlerce ele geçirilebileceği düşüncelerini ciddiye almayız. Bir suçlu "Şeytan benim bunları yapmama neden oldu" diyerek serbest kalabilseydi bu bizi çileden çıkarırdı. Kaderinin tanrı tarafından belirlendiğine canı gönülden inanmış birisi bile bindiği uçağın motorları çalışmasaydı paniğe kapılırdı. Bilimsel açıklamalara bağlı yaşıyoruz ve bilimin kendisini kanıtlamış olduğunu biliyoruz—çünkü bilim işe yarar.

Evrimin Kanıtları

Evrimin kanıtları bu kitabın önceki bölümlerinde sunuldu. Verilen örnekler her bir kanıt için verilebilecek örneklerin çok azıdır. Bu kısımda evrim kanıtlarını sadece yeniden gözden geçirecek ve daha önceki bölümlerdeki ayrıntılı örneklere gönderme yapacağız.

Taşıl kayıtları

Taşıl kayıtları yerbilimcilerin çok iyi bildiği nedenlerden dolayı fazlasıyla eksiktir (Bölüm 4). Sonuç olarak, birçok üst taksonun kökenlerini açıklamak için varsaydığımız geçiş evreleri (henüz) bulunamamıştır. Fakat birçok yaratılışçının "taşıl kayıtları geçiş türlerinin varlığını desteklemiyor" savı kesinlikle doğru değildir. Bu tür geçiş formlarının hem alt hem de üst taksanomik düzeylerde birçok örneği vardır; Bölüm 4'de dört ayaklı omurgalı sınıflarının evrimi konusunda birçok örnek vardır. Kritik önemi olan geçiş formları hala bulunmaktadır; daha birkaç yıl içinde, (kuş) tüylü dinozorları da içeren Çin'de bulunmuş birçok taşıl, kuşların kökeni hakkındaki kayıtları çok büyük ölçüde genişletmiştir. Ayrıca taşıl kayıtları "özelliklerin evrimi"nin iki yönünü belgelemiştir: mozaik evrim (örneğin memelilerin evriminde farklı özelliklerin büyük ölçüde bağımsız olarak evrimi) ve bireysel özelliklerin dereceli değişimi (örnek olarak, insansıların kafatası kapasiteleri ve diğer özellikleri).

Taşıl kayıtlardaki birçok yeni keşif filogenetik ve diğer kanıtlara dayanarak yapılan kestirimlere uymaktadır. Sözgelimi, en eski taşıl karıncaların, böcekbilimcilerin önceden tahmin ettiği gibi yabanarılarında bulunan özellikleri olduğu ortaya çıkmıştır. Kuşların değişime uğramış dinozorlar olduğu yönündeki fikir birliğinden dolayı tüylü dinozorların keşfedilmesi de bekleniyordu. Benzer şekilde, canlıların filogenetik analizi art arda gelen dallanma olaylarını ve bu dalların tanısal özelliklerinin kökeninin çeşitliliğini gösterir. Taşıl kayıtları (Bölüm 4 ve 5'de gördüğümüz gibi) çoğu zaman tahmin edilen seriyle uyumludur: mesela taşıl kayıtlarında prokaryotlar ökaryotlardan, kanatsız böcekler (filogenetik olarak en alttaki kanatsız böcekler) kanatlı böceklerden, balıklar dörtayaklılardan, iki yaşamlılar (amfibiyanlar) amniyotlardan, algler damarlı bitkilerden, eğrelti otları ve açık tohumlular (gymnosperms) çiçekli bitkilerden önce gelir.

Filogenetik ve karşılaştırmalı çalışmalar

Her ne kadar filogenetik ilişkilerde çok sayıda belirsizlik varsa da (örneğin birçok ana kuş gruplarının dallanma sırası) bir tür özelliğin kuvvetli bir şekilde desteklediği filogeniler çoğunlukla diğer kanıtların gayet iyi bir şekilde gösterdiği ilişkilerle uyumludur (bkz. Bölüm 2). Sözgelimi, moleküler filogeniler morfolojik verilerle çoktandır öngörülen birçok ilişkiyi desteklemektedir. Bu iki veri grubu tamamen bağımsızdır (moleküler filogeniler çoğunlukla biyolojik işlevi olmayan serilere dayanır), bu nedenle bunların birbiriyle uyumu ilişkilerin gerçek olduğuna dair inancı haklı çıkarmaktadır: soy hatları monofiletik gruplar oluşturur ve gerçekten de ortak atalardan türemişlerdir.

En geniş monofiletik grup bütün canlıları kapsar. Her ne kadar Darwin yaşamın birkaç atadan türemiş olabileceğini kabul etmiş olsa da bugün evrensel olarak paylaşılan çok sayıda özellik nedeniyle tüm canlıların tek bir atadan geldiğine emin olabiliriz. Bu özellikler genetik şifredeki birçok şifre sözcüğünü, nükleik asit kopyalama mekanizmasını, kopyalama ve çeviri mekanizmaları, sadece "solak" (L-isomer) amino asitlerden oluşan proteinleri ve temel biyokimyanın çok sayıdaki özelliklerini kapsamaktadır. Birçok gen, üç ana "imparatorluk" (Bacteria, Archaea ve Eukoryata; bkz. Bölüm 4 ve 19) da dahil tüm canlılar tarafından paylaşılmaktadır ve bu genler yaşam ağacındaki en derin dalları çıkarsamak için başarılı bir şekilde kullanılmaktadır.

Sistematikçiler, akraba türler arasındaki farklılıkların çoğu zaman geçiş formlarıyla birlikte dereceli seriler oluşturduğunu göstermiştir (örnek, Şekil 3.21). Bu tip geçiş formları çoğu zaman belirgin aileler ve diğer yüksek taksonlar oluşturmayı zorlaştırır. Bu nedenle de sınıflandırma çoğunlukla türleri çok sayıda takson ara-

sında "bölmek" ile bunları birkaç taksona "tıkmak" arasında yapılan gelişigüzel bir seçim haline gelmektedir. Sistematik çalışmalar taksonlar arasında büyük farklılıklar gösterebilen özelliklerin ortak kökeni ya da benzeşikliğini (homolojisini) göstermiştir—en bilinen örnek dörtayaklılardaki uzantıların çok farklı formlarıdır. Yapısal benzeşiklikler yetişkinlerden ziyade erken gelişim evrelerinde daha belirgindir ve çağdaş gelişim biyolojisi Hox genlerinin ve diğer gelişimsel mekanizmaların bir milyar yıldan fazla bir süre önce ortak bir atadan ayrılarak gelişmiş olan hayvan türleri tarafından paylaşıldığını göstermiştir (bkz. Bölüm 20).

Genler ve genomlar

Moleküler biyoloji ve genomikdeki devrim şimdiye kadar olduğundan daha büyük ölçekte evrim hakkında veri sağlamaktadır. Bu veriler tüm canlıların inanılmaz derecede birbirine benzediğini göstermektedir. Bu benzerlikten dolayı genlerin ve genomların yapısı ve işlevi türler ve evrimsel modeller arasındaki karşılaştırmalarla anlaşılabilir. (Gerçekten de bu ortak atadan gelme nedeniyle maya hücrelerini, sinekleri, fareleri ya da kedileri inceleyerek insan biyokimyası, fizyolojisi ya da beynin işlevinin anlaşılabilmesi sağlanmaktadır.)

Moleküler çalışmalar çoğu canlının genomunda, büyük miktarda şifrelemeyen sözde genler, uydu DNA ve canlıya çoğunlukla hiçbir yarar sağlamayan çok miktarda aktarılabilir "bencil" ögeler gibi benzer özellikler olduğunu göstermektedir. Bu özellikler evrim kuramı ile rahatlıkla anlaşılabilirken, akıllı ve güçlü bir tasarımcıdan beklenmez. Moleküler evrimsel çözümlemeler eşitsiz krosingover gibi süreçlerle yeni genlerin nasıl ortaya çıkabildiğini ve genetik dağarcığı arttıracak şekilde ikilenmiş genlerin işlevlerinin nasıl çeşitlendiğini büyük bir ayrıntıyla göstermektedir (bkz. Bölüm 19). Bazı DNA çok-şekillilikler türler arasında ortak olduğu için, mesela insanlardaki bazı temel doku uyuşum dizileri diğer insanlardaki dizilere değil de şempanzelerdeki dizilere daha çok benzemektedir (bkz. Şekil 12.23B). Ortak ata için bundan daha çarpıcı kanıt ne olabilir ki?

Moleküler çalışmaların evrimin gerçek olduğunu desteklediği çok sayıdaki örnek arasından bir de şunu ele alalım: moleküler saatler. Bunlar tamamen doğru olmaktan çok uzaktır ama türler arasındaki dizi farklılıkları yine de kabaca biyocoğrafya ya da taşıl kayıtlardan elde edilen diğer kanıtlara dayanarak kestirilen ortak atadan bugüne kadar geçen süre ile uyumludur (bkz. Bölüm 2 ve 4). Dizi farklılıkları yalnızca canlılardaki fenotip farklılıklarını kodlamaz ve fenotip farklılıkları ortak atadan bugüne kadar geçen süre ile çok daha az uyumludur. Evrimden başka bir kuram türler arasındaki DNA farklarının bu örüntüsünü anlamlı kılamaz.

Biyocoğrafya

Bölüm 6'da canlıların coğrafi dağılımının Darwin'e evrim hakkında çok sayıda kanıt sağladığını ve bugün de sağlamaya devam ettiğini gördük. Örnek olarak, çok sayıda taksonun dağılımı, yer kütlelerinin hareketi ve bunlar arasındaki bağlantıların oluşumu ve ortadan kalkışı gibi jeolojik olaylarla açıklanır. Hawai türlerinin filogenisinin bu adaların meydana gelmesine neden olan olaylarla koşutluk gösterdiğini gördük. Bir bölgedeki farklı ekolojik nişlerin tipik olarak dünyanın diğer bölgelerindeki benzer nişlerde bulunan aynı taksonlar tarafından değil de (Büyük Antiller'deki kertenkeleler gibi) bağımsız uyumsal yayılmaya uğrayan farklı monofiletik gruplar tarafından doldurulmuş olduğunu gördük. Darwin gibi biz de ada gibi yalıtılmış bir bölgeye—her ne kadar akıllı bir tasarımcının eğer isterse bu işi ayarlayabileceğini varsayabilecek olsak bile—bu bölgede gelişebilecek her tür canlının doldurulamadığını gördük. Bunun yerine, bu grupların çoğu yoktur ve insan eliyle yayılan türler çoğu zaman egemen olmaktadır.

Tasarım savının başarısızlıkları

Tanrı doğrudan bilinemeyeceğinden, Thomas Aquinas gibi tanrıbilimciler çok uzun zamandır O'nun özelliklerini O'nun yaptıklarından çıkarsamaya çalışmışlardır. Örneğin, tanrıbilimciler gökcisimlerinin öngörülebilir hareketleri gibi evrendeki düzenliliklerin, Tanrı'nın düzenleyici ve ussal olduğunu ve O'nun bir plana göre hareket ettiğini gösterdiğini iddia etmiştir. Benzer şekilde, canlıların hayatta

kalmalarına hizmet eden özelliklerinin varlığından Tanrı'nın akılcı ve aynı zamanda iyilik sever bir akıllı tasarımcı olduğu çıkarsanabilir: O canlılara sadece var olmayı bahşetmemiş aynı zamanda onları tüm gereksinimlerini karşılayabilecekleri şekilde donatmıştır. Böylesine iyilik sever bir Tanrı kuşkusuz mükemmel olmayan bir dünya yaratmazdı; filozof Leibniz'in söylediği gibi, bu dünya "olası dünyaların en iyisidir." (Leibniz'in görüşü aslında daha karmaşıktır ama bu ifade Voltaire tarafından olağanüstü hiciv klasiği *Candide*'de acımasız bir şekilde alaya alınmıştır.) Gerçekten de canlıların uyumsal tasarımı, akıllı bir tasarımcının bir kanıtı olarak uzun bir süredir ileri sürülmektedir. Bu düşünce William Paley'nin (1831) meşhur örneğinin de ana fikridir: Bir saatteki belirgin tasarım bir saat tasarımcısını gösteriyorsa, canlılarda da açık bir şekilde görünen tasarım canlı tasarımcısını gösterir. Bu "tasarımdan çıkarsama" ("argument from design") yakın bir zamanda yaratılışçılığın yeni bir biçimi olan "akıllı tasarım" şeklinde yenilendi ve öyle görünüyor ki insanların tanrı inancının en çok kullanılan gerekçesidir (Pigliucci 2002).

Kuşkusuz Darwin tasarımı doğal bir mekanizma—doğal seçilim—ile açıklayarak bu tanrıbilimsel çıkarımının geçerliğini ortadan kaldırmıştır. Ayrıca Darwin ve daha sonraki evrimsel biyologlar iyilikçi bir akıllı tasarımcı görüşü ile bağdaşması zor, çok sayıda biyolojik olay ortaya koymuştur. Voltaire'in (*Candide*'de) gösterdiği gibi zalimlikler ve felaketler "olası dünyaların en iyisi" düşüncesini gülünç bir duruma düşürmektedir. Biyoloji, canlıların ancak rastlantılara bağlanabilecek yetersizlikleri ve aykırılıkları ve ancak doğal seçilimin anlamlı kılabileceği özellikleri olduğunu göstermiştir. Eğer "iyi tasarım" iyilik sever ve güçlü bir tanrının kanıtı ise "kötü tasarım" kötü ve yetersiz bir tanrının kanıtı mıdır?

Sadece evrimsel tarih (balinaların minik ve yararsız uyluk ve leğen kemikleri, bazı uçmayan böceklerin kaynaşmış kanat kapakları altındaki küçülmüş kanatları, bitkilerin geçmişteki çift eşeyli durumdan ayrı cinsiyetli çiçeklere evrimleşirken ortaya çıkmış, bugün işlevi olmayan erkek ve dişi organları gibi) artakalan organların varlığını açıklayabilir. Benzer şekilde, sadece tarih neden genomun "taşıl" genlerle—işlevini yitirmiş yalancı genler—dolu olduğunu açıklayabilir. Sadece tarihsel rastlantılar bazı uyarlanmaların neden gelişigüzel olduğunu açıklayabilir. Sözgelimi ektotermik dörtayaklıların iki aort yayı varken, "sıcakkanlı" endotermlerin bir tane vardır. Bu farklılık uyarlanma olabilir ama ancak tarihsel rastlantı neden kuşların sağ yayı ve memelilerin ise sol yayı koruduğunu açıklayabilir.

Çoğu zaman işlev değişikliğine de uğrayan özellikler daha önceki özelliklerden türediği için, özelliklerin çoğu (bel ağrısı çeken ya da yirmi yaş dişi acı veren herkesin bildiği gibi) pek de başarılı olmayan bir mühendisliğin sonucudur. Beş parmaklılık bir kez belirli bir yönde gelişmeye başladıktan sonra, dörtayaklılarda eğer yararlı olsaydı bile beşten fazla parmak gelişemezdi: Dev pandanın elindeki fazladan "parmak" aslında parmak değildir ve eklemli olmamasından dolayı da gerçek parmakların esnekliği onda yoktur (bkz. Şekil 21.8). Benzer şekilde hayvanlar eğer kendi yiyeceklerini sentez yoluyla yapabilselerdi kesinlikle daha iyi bir durumda olacaklardı. Örneğin mercanlar bunu bünyelerinde bulundurdukları endosimbiyotik bir alg sayesinde yapabilirken hiçbir hayvan fotosentez yapamaz.

Eğer bir tasarımcı türleri çevresel değişikliklere ayak uydurma becerisiyle donatmak isteseydi, ortaya çıkanları karşılayan genetik değişiklikler öngören Lamarckçı bir mekanizma geliştirmesi daha anlamlı olabilirdi. Bunun yerine uyarlanma, ihtiyaç duyulan çeşitliliği yaratmasına—çoğu zaman da yaratmayan—güvenilemeyecek, ziyan ve "acımasızlığın" ideal bir örneği olan—çünkü doğal seçilim yaşamayı ve üremeyi başarabilecek olandan çok daha fazla sayıda canlının var olmasına gerek duyar—rastlantısal süreçlerin (mutasyon) bileşimine dayanır. Yüz binlerce insanın küçük yaşta kansızlık hastalığından ya da bir salgında sıtmadan ölmesi karşılığında insan nüfusunun bir kısmının sıtmadan korunduğu orak-hücre kansızlığından daha acımasız bir doğal seçilim örneği hayal etmek zordur (bkz. Bölüm 12). Gerçekten de insanların çoğu, üzerinde düşünmeyi tiksindirici ve hatta ürkütücü buldukları için Darwin'in kuramını kabul etmezler. Ve kuşkusuz bu süreçte ortamda değişiklik meydana geldiğinde türlerin çoğu yaşamayı başaramaz. Bugüne kadar ortaya çıkmış türlerin %99'undan fazlası yok olmuştur. Yok olan bu türler beceriksiz bir tasarımcının ürünleri midir? Yoksa bu tasarımcı türlerin değişen koşullara uyum sağlamak zorunda kalacaklarını bile düşünemeyen birisi midir?

Çok sayıda tür rekabet, yırtıcıların saldırısı ve parazitler nedeniyle yok olur. Bu olayların bazıları o kadar dehşet vericidir ki Darwin şunları yazmak zorunda kalmıştır: "Doğanın beceriksiz, ziyankâr, sakar, alçak, ürkütücü derecede zalimlikteki eserleri hakkında şeytanın rahibi (devil's chaplain) ne biçim bir kitap yazardı acaba?" Darwin, solunum kanallarından tırmanarak koyunların beynine kadar ilerleyen kurtları ve canlı bir tırtılın (caterpillar) iç organlarını yedikten sonra *Alien* filmindeki canavar gibi tırtılı içerden patlatarak dışarı fırlayan yaban arısı larvalarını gayet iyi biliyordu. İster parazit yaban arısı ister insandaki HIV virüsü olsun, parazitlerin yaşamı akıllı ve iyiliksever bir tasarımcı kavramımıza pek uymamaktadır ama bunlar doğal seçilimle kolayca açıklanabilir (bkz. Bölüm 18).

Şimdiye kadar hiç kimse başka bir türe yarar sağlayan ya da sözde doğanın dengesine hizmet eden bir tür-özelliği olduğunu gösteremedi—çünkü Darwin'in de gördüğü gibi "böyle bir şey doğal seçilim yoluyla yapılamazdı." Çünkü doğal seçilim yalnızca farklı üreme başarısından ibarettir ve bazıları akıllı tasarımla açıklanamayacak sonuçları olan "bencil" genler ve genotiplere yol açar (bkz. Bölüm 14). Genomların, canlıya bir yarar sağlamadan kendi sayılarını arttıran, birbirlerinin yerini alabilen elementler gibi dizilerle ağzına kadar dolu olduğunu görmüştük. Çok sayıda bitkide erkek kısırlığına neden olan, anneden geçen sitoplazmik genler ile bu genlerin etkisini ortadan kaldırarak erkek üretkenliğini sağlayan çekirdeksel genler olduğunu gördük. Genomdaki genler arasında ortaya çıkan bu tür çelişkiler yaygındır. Bunları akıllı tasarım kuramı öngörebilmekte midir? Aynı şekilde, dişinin üreme organından diğer erkeklerin spermlerini çıkaran erkekler ya da bir erkeğin üreme başarısını arttırırken eşinin yaşamını azaltan kimyasallar gibi cinsel seçilimle ilişkili özellikleri hiçbir tasarım kuramı öngöremez ya da açıklayamaz. Yamyamlık, kardeş ve çocuk öldürme gibi doğal seçilimin açıkladığı çok sayıda bencil davranışı iyilikçi bir tasarımcının neden tasarımlamış olabileceğini de akla uygun hale getiremeyiz.

Gözlenen evrim ve evrimin mekanizmaları

Herkes erozyonu gözlemleyebilir, yerbilimciler kıtasal levhaların yılda 10 santimetreye ulaşan hareket hızını ölçebilir. Hiçbir yerbilimci insan kuşakları ölçeğinde bakıldığında çok küçük değişikliklere neden olsalar da bu mekanizmaların Büyük Kanyon'u oluşturduğundan ve milyonlarca yıl içinde Güney Amerika ve Afrika'yı birbirinden ayırdığından kuşku duymaz. Benzer şekilde, biyologlar memelilerin kökeni gibi insan zamanı ölçeğinde meydana gelemeyecek bir olayla karşılaşmayı ummazlar ama yeterli zaman verildiğinde bu tür çok büyük değişikliklerin oluşmasına yol açacak mekanizmaları belgelemiştir.

Evrim mutasyonla ortaya çıkan genetik çeşitliliğe gerek duyar. Başlangıçta homozigot olan laboratuar toplumları üzerinde onlarca yıl süren genetik çalışmalardan çok küçük ya da şiddetli etkileri olan mutasyonların ortaya çıktığını biliyoruz (bkz. Bölüm 8). Bu mutasyonlar neredeyse sınırsız çeşitlilik sağlayabilir. Bu çeşitlilik binlerce yıldır tüm doğal canlı ailelerinin gösterdiği şekilsel (morfolojik) farklılıklardan daha fazla farklılık gösteren yerli (domestik) bitki ve hayvan türünün yetiştirilmesi için kullanılmıştır. Mikroskobik laboratuar toplumları üzerinde yapılan deneylerde yeni yararlı mutasyonların ortaya çıktığını ve sıcaklık değişimlerine, zehirli kimyasallara ya da diğer çevresel baskılara karşı hızlı bir uyuma olanak verdiğini gördük. Laboratuar çalışmaları doğal toplumlarda bulunan ve türleri ayırt eden, moleküler düzeyde benzer mutasyonların meydana geldiğini göstermektedir. Bu mutasyonlar bir baz çiftinin diğerinin yerini alması, gen kopyalama, kromozom yeniden-düzenlemeleri ve yer değiştirebilir ögelerin yer değiştirmesini içermektedir. Hiçbir genetikçi ya da moleküler biyolog türlerin, genleri ve genomları arasındaki farklılıkları gayet iyi anlaşılan doğal mutasyona bağlı süreçlerden kaynaklandığından kuşku duymaz.

Doğal toplumların çoğunun yapay ya da doğal seçilime hızlı tepki verebilen çok büyük miktarda genetik çeşitlilik taşıdığını da biliyoruz (bkz. Bölümler 9, 11 ve 12). Genetik sürüklenmeye bağlanabilecek yakın zamanda oluşmuş bazı toplumlar arasındaki alel sıklığı farklılıklarını gördük (bkz. Bölüm 10). Evrimsel biyologlar genler ve fenotipik çeşitlilik üzerinde etkin olan doğal seçilimin yüzlerce örneğini

belgelemiştir (bkz. Bölümler 12 ve 13). Ayrıca yönlü seçilime tepki veren ve böcek ve zararlı bitki öldürücülere ve antibiyotiklere dayanıklılıktan, farklı yeme alışkanlıklarının evrimine kadar çeşitlilik gösteren yeni çevresel etkenlere uyum sağlayabilmiş toplumların yüzlerce örneği de betimlenmiştir (bkz. Bölüm 13).

Yeni türlerin ortaya çıkması çoğunlukla çok uzun zaman alır ama bazı türleşme süreçleri de gözlenebilmektedir. Belirgin bir şekilde laboratuar toplumlarında üreme yalıtımı evrimleşmiştir ve aslında poliploidi ve melezleme sonucunda oluşmuş bazı bitki türleri kestirilen kaynak (parent) formlarının çaprazlanması ve türlerin tanımlayıcı özelliklerinin seçilimi yoluyla yeni baştan "yaratılmıştır" (bkz. Bölüm 16).

Özet olarak evrimin ana nedenleri bilinmektedir ve bunlar ayrıntılı bir şekilde belgelenmiştir. Uzun dönemli evrimin iki önemli tipi olan anagenesis (soylar içinde özelliklerin değişimi) ve cladogenesis (iki ya da daha fazla soyun ortak bir atadan gelmesi) moleküler biyolojiden paleontolojiye kadar birçok kaynaktan gelen kanıtlarla desteklenmektedir. Geçen yüzyılda, daha önceden bilinmeyen evrimsel süreçleri öğrendik; örneğin şimdi bazı yeni türlerin melezleme yoluyla ortaya çıkabileceğini ve bazı DNA dizilerinin hareketli olduğunu ve diğer genlerde mutasyona neden olabildiğini biliyoruz. Fakat hiçbir bilimsel gözlem, doğal seçilim gibi temel evrim mekanizmalarının gerçekliği ya da özelliklerin dönüşümü ve bilinen bütün yaşam formlarının ortak bir atadan geldiği gibi temel tarihsel modellerin gerçekliği üzerine kuşku düşürmemiştir. Bu kanıt bolluğunu doğaüstü yaratılış ya da akıllı tasarım hakkındaki kanıtlarla karşılaştırın: *Böyle bir kanıt hiç yoktur.*

Yaratılışçı İddiaların Çürütülmesi

Yaratılışçılar farklı canlıların varlığını ve bu canlıların özelliklerini mucizelere bağlamaktadır: Doğrudan doğaüstü müdahale. Şimdiye kadar gördüğümüz gibi, mucizeleri öngörmek ya da doğaüstü süreçler hakkında deney yapmak olanaksız olduğundan, yaratılışçılar kendi kuramlarını desteklemek için özgün araştırma yapmamaktadır.* Dolayısıyla "yaratılış bilimi," yaratılışın doğrulayıcı kanıtlarını bulmaktan çok evrim biliminin hatalarını ya da yetersizliklerini gösterme çabasından ve biyolojik olayların akıllı bir tasarımın ürünü olduğunu söylemekten ibarettir. Aşağıda en sık rastlanılan yaratılışçı iddialar ve bunların kısa eleştirileri verilmektedir.

1. ***Evrim doğrudan gözlemlenemediği için bilimin konusu olamaz.***
   Bu bölümün başında da gördüğümüz gibi, evrimsel değişimler gerçekten de gözlemlenmiştir. Ama yine de bilim çoğu zaman doğrudan gözleme değil, hipotezlerin bu hipotezlerden çıkan ve ne gözlememiz gerektiğini söyleyen öngörüleriyle sınanmasına dayanır. Bilim var oldukları kabul edilen süreç ve varlıkların gözlenmesini şart koşmaz.

2. ***Evrim kanıtlanamaz.***
   Bilimde hiçbir şey mutlak olarak kanıtlanmaz. "Olgular" kendilerini destekleyen kanıtların çokluğu ve aksine kanıtların yokluğu dolayısıyla çok yüksek güvenilirlik düzeyi olan hipotezlerdir. Biyolojinin tüm alanlarından ve paleontolojiden elde edilen sayısız kanıt evrimi destekler ve aksine bir kanıt da yoktur.

3. ***Sınanamadığı için evrim bilimsel bir hipotez değildir: mümkün hiçbir kanıt onu çürütemez.***
   Prekambriyen'e ait olduğu kesin olan kayaçlar içinde memeli olduğu kesin taşılların bulunması gibi düşünebileceğimiz çok sayıda gözlem evrimi çürütebilir ya da hakkında kuşku duyulmasına yol açabilir. Buna karşın doğanın anlaşılamaz herhangi bir doğal tuhaflığı doğaüstü bir zekanın esrarlı iradesine ve sonsuz gücüne atfedilebileceği için yaratılışçılık sınanamaz.

---

* Bu ifadeye tek sözde istisna Texas'da bir nehir yatağındaki taşıllaşmış çökellerde insan ve dinozor ayak izlerinin birlikte bulunduğu iddiasıdır. Bu iddia sözde bu iki canlının aynı zamanda yaşamış olduğunu gösterir. Bu iddianın doğruluğu kanıtlanmış olsaydı bile evrimi yanlışlayamazdı. Ancak şimdi yaratılışçıların çoğu bu "insan" ayak izlerinin doğal olarak oluşmuş çukurların kazınarak hileli bir şekilde oluşturulduğunu kabul etmektedir.

4. *Canlıların uyarlanmasında da kendini gösteren evrenin düzenliliği akıllı tasarımın kanıtıdır.*

Kristallerin yapısı gibi doğada görülen düzen, doğal nedenlerle ortaya çıkar ve akıllı tasarımın kanıtı değildir. Canlıların yapıları ile işlevleri arasındaki uyumlulukla kendini gösteren düzen çok sayıda deneysel ve doğal toplumda gözlemlendiği gibi genetik çeşitlilik üzerinde iş gören doğal seçilimin bir sonucudur (bkz. Bölümler 13 ve 14). Darwin'in rastlantısal süreçlerle (genetik çeşitliliğin kaynağı) rastlantısal olmayan süreçlerin (doğal seçilim) bileşimini kavraması uyarlanmaları (adaptasyon) açıklayabilmiş, canlı dünyasında ortaya çıkan görünüşteki tasarım ve amaç için doğal bir açıklama sağlamış ve doğaüstü açıklamayı gereksiz ve modası geçmiş kılmıştır.

5. *Muazzam karmaşıklıklar, entropinin (düzensizlik) daima arttığını söyleyen termodinamiğin ikinci yasasını ihlal eder.*

Bu en önemli fizik yasalarından birinin sık karşılaşılan yanlış bir yorumudur. İkinci yasa evrenin tamamı gibi sadece kapalı sistemler için geçerlidir. Yerel ve açık sistemlerde enerji akışı nedeniyle düzen ve karmaşıklık artabilir. Bu durum içinde (nihai olarak Güneşten gelen enerjiye dayanan) biyokimyasal reaksiyonların hüküm sürdüğü canlıların bireysel gelişiminde açıkça görülebilir.

6. *Cansız maddeden en basit yaşamın bile ortaya çıkması olasılığı neredeyse sonsuzdur. Sadece 100 baz (bases) uzunluğunda işlevsel bir nükleotid zincirinin rastlantısal olarak bir araya gelme olasılığı $1/4^{100}$ gibi son derece küçük bir sayıdır. Ve bilimciler şimdiye kadar cansız maddeden canlı yaşam elde edemediler.*

Kendi kendini kopyalayan bir tüm nükleik asit ve replikaz enzim sisteminin laboratuar koşullarında elde edilemediği doğrudur fakat bilimsel gelişimin tarihi son birkaç on yılda bilimin başaramadığının asla başarılamayacağını iddia etmenin akılsızlık ve kendini beğenmişlik olduğunu göstermektedir. (İnsani yetersizliklerimizi göz önüne alarak bu konuda başarılı olamayacağımızı kabul etmek bile doğaüstü bir açıklamaya başvurmayı haklı çıkarmaz.) Pürinler, pirimidinler ve amino asitler ve kendini kopyalayabilen kısa RNA'ların biyolojik olmayan (abiotic) sentezlenmeleri gibi yaşamın olası kökeni yolunda laboratuar koşullarında atılmış kritik adımlar vardır (bkz. Bölüm 5). Ve ilk kendini kopyalayabilen ya da polipeptit-şifreleyen nükleik asitlerin herhangi bir dizisinin oluştuğunu düşünmemiz için bir neden yoktur. Eğer bu tür özelliklerde çok sayıda olası seri varsa bunların oluşma olasılığı ciddi bir şekilde artar. Ayrıca yaşamın kökeni sorusu yaşam bir kez ortaya çıktıktan sonra nasıl değiştiği ve çeşitlendiği sorusundan farklıdır. Ortak bir atadan gelen farklı yaşam formlarının evrimini anlamak ve belgelemek için yaşamın kökeni hakkında hiçbir şey bilmek zorunda değiliz.

7. *Mutasyonlar zararlıdır ve karmaşık yeni uyarlanma özelliklerinin ortaya çıkmasını sağlamaz.*

Mutasyonların çoğu gerçekten de zararlıdır ve doğal seçilimle toplumlardan ayıklanır. Ancak pek çok deneyde de gösterildiği gibi bazıları yararlıdır (bkz. Bölümler 8 ve 13). Karmaşık uyarlanmalar çoğunlukla tek bir mutasyona değil doğal seçilime bağlı olarak birlikte ya da peşpeşe gelerek sıklığı artan mutasyon bileşimlerine dayanır.

8. *Doğal seçilim yeni özellikler ortaya çıkarmaktan çok uyumlu olmayan mutantları ortadan kaldırır.*

Çoğu durumda "yeni" özellikler, boyutları, şekli, gelişim zamanlaması ve organizasyonu değişikliğe uğratılan eski özelliklerdir (bkz. Bölümler 3, 4 ve 21). Bu moleküler düzeyde de geçerlidir (bkz. Bölüm 19). Doğal seçilim bir kaç ya da çok sayıda lokusdaki alel sıklığını artırarak bu tür değişiklikler "yaratır" ve bu sayede başlangıçta nadir oldukları için olası olmayan alel birleşimleri olası hale gelir. Laboratuarda ve doğal toplumlarda yapılan gözlem ve deneyler doğal seçilimin etkili olduğunu göstermiştir.

9 Rastlantı karmaşık yapılar oluşturmaz.

Bu doğrudur. Ama doğal seçilim rastlantısal değil belirlenimci bir süreçtir. Evrimin rastlantısal süreçleri olan mutasyon ve genetik sürüklenme bilebildiğimiz kadarıyla karmaşıklığın evrimini sağlayamazlar. Gerçekten de, doğal seçilimin gücü gevşediğinde mağaralarda yaşayan hayvanların gözleri gibi karmaşık yapılar, kısmen genetik sürüklenmenin etkisiz mutasyonları sabitlemesi nedeniyle kademeli olarak yozlaşır.

10. Kanatlar, gözler ve biyokimyasal yolaklar gibi karmaşık uyarlanmalar dereceli bir şekilde evrimleşmiş olamazlar çünkü bunların ilk evreleri uyarlanma olamaz. Böylesi bir adaptasyonun son evredeki karmaşık yapısı işlev görmesi için zorunludur ve bu da tek bir adımda evrim yoluyla ortaya çıkmaz.

Bu *Türlerin Kökeni*'ne merhaba diyen ilk itirazdı ve yakın zamanda akıllı tasarım taraftarları tarafından "indirgenemez karmaşıklık" olarak yeniden vaftiz edildi. Yanıtımız iki kısımdan oluşuyor. Birincisi, hemoglobinler ve gözler gibi çok sayıda özellik farklı canlılarda artan karmaşıklığın çeşitli evrelerini göstermektedir (bkz. Bölümler 3, 4, 5 ve 21). "Yarım göz"—aydınlığı karanlıktan ayırt edebilen fakat odaklanmış görüntü oluşturmayan bir göz—hiç göz olmamasından daha iyidir. İkincisi, pek çok yapı farklı bir işlev görmek için hazırlandıktan sonra yeni bir işlev için değiştirilmiştir (bkz. Bölümler 3 ve 21). Bir uyarlanmanın bugün gördüğümüz "bitmiş hali"nin bugünkü işlevini yerine getirebilmesi için çok sayıda ögenin duyarlı eşgüdümü gereklidir, fakat daha farklı ya da daha "hafif" işlev gören ve bunları daha az etkili bir şekilde yapan daha önceki evreler muhtemelen atasal özelliklerin daha gelişmiş halidir. Memeli kafatası ve çenesinin evrimi (bkz. Bölüm 4) buna çok güzel bir örnektir.

Bu bölümün girişinde resmi olan bombardıman böcekleri akıllı tasarım taraftarlarının sevdiği örneklerden biridir. Bu böceğin benzersiz "köpüren kimyasal patlamalı" savunma sisteminin evrim yoluyla oluşamayacağı konusunda ısrar etmektedirler. Ancak gerçekte pek çok böcek türünde bombardıman uyumsal savunma sisteminin çeşitli ögeleri bulunmaktadır ve akraba böcekler sistemin karmaşık kimyasal ve anatomik ögelerinin ara evrelerini göstermektedir. Bu konuda World Wide Web'deki ilginç bir sitenin adresi şudur: www.talkorigins.org/faqs/bombardier.html. Mark Isaak tarafından hazırlanmış olan bu site bu canlıdaki akıllı tasarım konumunun yanlışlığını gösteren titiz bir çalışmadır.

11. Eğer zürafanın uzun boynu gibi dönüştürülmüş bir yapı yarar sağlıyorsa neden bütün türlerde bu yapı yoktur?

Bu safça soru farklı tür ve toplumların farklı özelliklerinin uyarlandığı farklı ekolojik niş ve çevrelerin varlığını görmezden gelir. Bu ilke "zeka" da dahil olmak üzere tüm özellikler için geçerlidir.

12. Eğer kademeli evrim meydana gelmiş olsaydı türler arasında fenotipik boşluk olmazdı ve sınıflandırma olanaksız olurdu.

Benzeşmeyen pek çok canlı geçiş türleri ile bağlanır ve bu gibi durumlarda daha yüksek taksonlara sınıflandırmak gerçekten de gelişigüzeldir (bkz. Bölüm 3). Diğer durumlarda ise geçiş türlerinin yok olması nedeniyle boşluklar bulunur (bkz. Bölüm 4). Ayrıca evrim çoğunlukla tedrici ise de fenotip üzerinde büyük ve belirgin etkileri olan bazı yararlı mutasyonlar da muhtemelen rol oynamıştır. Evrimin tamamen tedrici olup olmadığı kuramsal bir zorunluluk değil deneysel bir sorudur.

13. Taşıl kayıtları ana yaşam formlarının kökenini gösteren hiçbir geçiş formu içermez.

Bu yaygın olarak rastlanan iddia açıkça yanlıştır çünkü keşfedilmiş pek çok geçiş formu vardır (bkz. Bölüm 4). Yaratılışçılar bazen bu savı sunarken retorik hileler kullanırlar. Söz gelimi *Archaeopteryx*'i tüyleri olduğu için kuş olarak tanımlarlar ve böylece sürüngenlerle kuşlar arasında bilinen bir geçiş türü olmadığını iddia ederler.

14. Taşıl kayıtları nesnel olarak bir zaman serisi göstermez çünkü kayaç tabakaları taşıliçeriğine göre sıraya konulur ve evrimin meydana geldiği varsayılarak bu tabakalara farklı zamanlar atfedilir.

Türlerin Kökeni yayımlanmadan önce bile evrime inanmayan yer bilimciler farklı *devreleri* gösteren taşılların zamansal sırasının farkındaydılar ve bu sayede jeolojik devrelerin çoğunu adlandırmışlardı. O zamandan günümüze radyoaktif yaş belirleme ve diğer yöntemler jeolojik tabakaların mutlak yaşlarını kesinleştirmiştir.

15. Körelmiş yapılar körelmiş değil işlevseldir.

Yaratılışçı düşünceye göre akıllı bir Yaratıcının yarattığı her bir organın bir amacı ya da tasarımı olmak zorundadır. Bu nedenle canlıların tüm özellikleri işlevsel olmak zorundadır. Bu nedenle yaratılışçı, adaptasyonların bu konumu desteklediğine inanır. Ancak işlevsiz, mükemmel olmayan ve hatta uyumsal olmayan yapılar ancak evrim doğruysa beklenebilir ve özellikle de bir canlının çevresinde ya da yaşam biçimindeki bir değişiklik bunları gereksiz ya da zararlı hale getirdiyse bu tür yapılar açıklanabilir. Önceden belirtildiği gibi, canlılar bu gibi pek çok özelliği hem morfolojik hem de moleküler düzeyde gösterirler.

16. Evrimin klasik örnekleri yanlıştır.

Bazı yaratılışçılar ders kitaplarının çoğunda söz edilen evrimin en iyi bilinen çalışmalarının hatalı olduğunu ve evrimsel biyologların bu sözde yanlışlıkları dürüstçe olmayan bir şekilde devam ettirdiklerini iddia etmektedir. Söz gelimi, on dokuzuncu yüzyılda Ernst Haeckel'in omurgalı embriyolar arasındaki benzerlikleri abarttığı ve biyologların bu tür benzerlikleri evrimin kanıtı olarak kullanmak için geçerli gerekçeleri olmadığını iddia etmektedir. Diğer bir örnek ise H. B. D. Kettlewell'in alacalı (peppered) güvelerdeki (*Biston betularia*) endüstriyel melaninleşme konusundaki klasik çalışmasıdır. Kettlewell güveleri doğal olmayan yerlere (ağaç gövdelerine) koyarak yırtıcı kuşlara bağlı doğal seçilim için sahte kanıt elde etmekle suçlanmaktadır. Diyelim ki bu ve benzeri çalışmalar gerçekten de hatalıdır. Birincisi, bunların hatalı olmasından ders kitabı yazarlarının ve diğer çağdaş biyologların bunları dürüstçe olmayan bir şekilde yaydığı sonucu çıkmaz, sadece onlar bu çalışmaları kontrol ve analiz etmeyip diğer kitaplar ve "ikincil" kaynaklardan almış olabilirler. Onlar sadece tembellik ve dikkatsizlikle suçlanabilir ama hiçbir ders kitabı yazarı her çalışmayı ayrıntılı bir şekilde kontrol edemez. Bunun için entellektüel olarak dürüstçe davranmamakla suçlanmak için bir neden yoktur. İkincisi, Haeckel ya da Kettlewell'in iddia edildiği gibi suçlu olup olmamaları bu konudaki temel iddiaların geçerliliğiyle tamamen ilintisizdir. Haeckel'in embriyo çizimlerini çarpıttığını ilk ortaya koyanlar (yaratılışçılar değil) evrimsel biyologlardır. Ancak çeşitli omurgalı embriyoları gerçekten de çok önemli benzerlikler gösterir ve gerçekten de genel olarak bunlar daha sonra ortaya çıkmış hayvanlardan daha çok benzerlik gösterir. Ayrıca embriyoların hem yüzeysel morfolojileri hem de bunların altında yatan gelişim mekanizmalarındaki olağanüstü benzerlikler sadece omurgalı embriyoları arasında değil pek çok diğer hayvan ve bitki gruplarında bulunmaktadır. Benzer şekilde, hem doğal seçilim hem hızlı evrimsel değişimlerin etkisi o kadar çok türde gösterilmiştir ki alacalı güve öyküsü tamamen yanlış olsa da bu ilkeler hala doğrudur. (Kettlewell'in kuşların koyu ve açık renkli alacalı güveleri ayırt ederek saldırması hakkındaki kanıtı çeşitli deneylere dayanmaktadır ve diğer araştırmacılar da bu kanıta yeni veriler eklemiştir. Bu araştırmacılar diğer seçilim faktörlerinin de bu türün evrimi ve kararma kaybı üzerinde etkili olduğunu göstermiştir.) Eski çalışmalardaki hatalar ne olursa olsun yüzlerce bilimcinin onlarca yıl boyunca yürüttüğü daha sonraki araştırmalar geçerliliğini yitirmez.

Kuşkusuz bu sözde hata ve hile örneklerinden söz eden yaratılışçılar evrimsel biyolojinin gücünün bu çalışmalara dayanmadığının farkındadır. Tabii ki yaratılışçıların çoğu, güve renklerindeki değişimler ve benzer olaylardaki doğal seçilim ve "mikroevrimi" kabul ederler. Bu saldırıların amacı okuyucularını evrimsel biyologların dürüstlükleri hakkında kuşkuya düşürmek ve evrimden kuşku duymayı haklı çıkarmaktır. Fakat hatırlamamız gereken şudur: Her bir bilimci tek başına aptal olsa (birkaçı gerçekten de öyledir) ya da dürüst olmasa (hemen hemen hiçbiri öyle değildir) bile, bilimsel sosyal süreç hataları ortaya çıkarır ve bilimin ana iddiaları hakkındaki güvenimizi haklı çıkarır.

17. *Evrimsel biyologlar arasındaki anlaşmazlıklar Darwin'in yanılmış olduğunu gösterir. Önde gelen evrimciler bile doğal seçilim kuramından vazgeçtiler ve evrim çalışmaları tam bir karmaşa içindedir.*

Bilimciler arasındaki anlaşmazlıklar her araştırma alanında mevcuttur ve hatta bu bilimsel ilerlemenin itici gücüdür. Bunlar araştırmaları teşvik eder ve canlılığın işaretidir. Yaratılışçılar evrimsel biyologların şu konulardaki tartışmalarını yanlış anlıyorlar ya da yanlış yorumluyorlar: (*a*) taşıl kayıtlarının tedrici değişimden ziyade ani sıçramalar göstermesi (kesintili denge); (*b*) türlerin pek çok özelliklerinin uyarlanma olmayabileceği; (*c*) evrimde küçük olduğu kadar büyük etkileri olabilecek mutasyonların varlığı; (*d*) doğal seçilimin bazı önemli olayları ve canlı tarihindeki eğilimleri açıklamıyor olması. Oysaki, bu görüşleri savunan hiçbir evrimsel biyolog, uyarlanmanın (adaptasyon) rastlantısal mutasyon üzerinde doğal seçilimin eylemiyle oluştuğunu söyleyen temel önermeye karşı değildir. Tüm bu tartışmalar evrimi etkilediği bilinen etkenlerin görece sıklığı ve önemi üzerindeki farklı görüşlerden kaynaklanmaktadır: Mutasyonların küçük olması, genetik sürüklenme ya da doğal seçilim, birey düzeyinde seçilim ya da tür düzeyinde seçilim, uyarlanma ya da sınırlamalar vb. (bkz. Bölümler 11, 20 ve 21). Farklı süreçlerin görece önemi hakkındaki bu savlar evrimin tarihsel bir olgu olduğunu—ortak atadan değişim yoluyla türeme—gösteren kanıtların gücünü zayıflatmaz. Bu noktada evrimsel biyologlar arasında hiçbir anlaşmazlık yoktur.

18. *İnsansı maymunlarla insanlar arasında ara tür taşılları yoktur; australopithecine'ler sadece maymundur. Ve insanlarla diğer tüm hayvanlar arasında bilişsel yetenekler açısından kapatılamayacak bir fark vardır.*

Bu iddia evrimsel tarihteki özel bir ayrıntı hakkındadır fakat bu yaratılışçıların en fazla önemsediği konudur. Bu iddia açıkça yanlıştır. Taşıl hominidlerin sırası, duruş, eller ve ayaklar, dişler, yüz yapısı, beyin büyüklüğü ve diğer özelliklerin evriminde çok sayıda aşama olduğunu gösterir. İnsanların ve Afrika maymunlarının işlevsel ve işlevsel olmayan DNA zincirleri çok büyük ölçüde benzerdir ve bunların ortak bir atadan geldiğini çok açık bir şekilde gösterir. İnsanların zihinsel yetenekleri gerçekten de diğer türlerinkinden çok daha fazla gelişmiştir ama zihinsel yetilerimizin pek çoğu diğer primatlar ve memelilerde daha ilksel formlarda mevcuttur.

19. *Adil olmak adına, doğaüstü yaratılış ve akıllı tasarım gibi alternatif kuramlar da okullarda öğretilmeli. Böylece öğrenciler kendi kararlarını kendileri verebilir.*

Böyle bir düşüncenin mantıksal sonucu öğretmenlerin yüzlerce yaratılış efsanesini bu efsanelere inananlara adil olmak adına öğretmesidir ve bu öğretmenleri yer bilimleri ve astronomide, kimya ve fizikte her şey hakkındaki doğaüstü açıklamaları dikkate almaya zorlayacaktır—bu bilimlerde açıklanan her şeyin doğaüstü bir açıklaması olabilir. Öğrencilere bu tür bir eğitim verilmesini talep etmek bir uçak kazasını doğru bir şekilde araştırmak isteyen devlet yetkililerinin mekanik nedenler, bir terörist tarafından uçağa yerleştirilmiş bir bomba ve füze saldırısının yanında doğaüstü bir müdahaleyi de dikkate almasını istemeye benziyor (Alters ve Alters, 2001).

Bilim öğretmenlerinden çağdaş bilimi öğretmeleri beklenmelidir. Bu da kuvvetli bir şekilde desteklenen hipotezler ve süre giden araştırmaların konusu olan düşünceler demektir. Diğer bir ifadeyle, öğretmenler bilimcilerin yaptıklarını öğretmelidir. Çok sayıda bilimci, bilimsel yayınları akıllı tasarım ve yaratılış bilimi üzerine yazılmış araştırma yazıları var mı diye taramış ve bu tür yazılar olmadığını bulgulamıştır. Yaratılış bilimcilerinin bilimsel bir araştırma yaptığı ve bunun yayınlanmasının taraflı bilimciler topluluğu tarafından reddedildiğine dair de bir kanıt yoktur. Bu bölümde daha önce belirtildiği gibi doğaüstü hakkındaki hipotezlerin sınanmasının hiçbir yolu yoktur ve bu nedenle bu konuda hiçbir bilimsel araştırma yoktur. Ve bu da bu konunun bir bilim dersinde okutulmaması gerektiği anlamına gelir.

Evrimi savunma üzerine

İnsanları evrimi kabul etmeleri için nasıl ikna etmeli ya da ikna etmeye çalışmamalı mı sorusu evrimsel bilimin içeriğinin anlatılmasını esas alan bu kitabın konusu değildir. Brian ve Sandra Alters bu konuyu *Defending Evolution: A Guide to the Creation/Evolution Controversy* (2001) adlı kitaplarında ele almıştır. Bu yazarların belirttiği gibi, özellikle bütün kaderlerinin belli bir inanç sisteminin parçası olmaya bağlı olduğunu düşünen pek çok insan için dinsel inanç bilimsel kanıtın önüne geçmektedir. Bu bölümde anlatılanların bu tür insanları pek fazla etkilemeyeceği açıktır. Ancak bilimin doğası ve evrim hakkındaki kanıtları ortaya koymak, doğrunun ne olduğunu gerçekten öğrenmeye çalışan insanlar üzerinde etkili olacaktır; fakat Alters ve Alters'ın belirttiği gibi bu konunun nasıl sunulduğu önemlidir. Bu bağlamda bir yaratılışçıyla evrim üzerine açık bir tartışmaya girecek herkes ilk iş olarak yaratılışçıların, ama özellikle de olmadığı halde kendini bilim diye pazarlayan yaratılış bilimcilerinin argüman ve stratejilerini çok iyi tanımalıdır. Barbara Forrest ve Paul Gross'un *Creationism's Trojan Horse: The Wedge of Intelligent Design* (2004) kitabında vurguladıkları gibi bu hareket sınıflarda evrim kuramı ile birlikte akıllı tasarımı da okutturmayı amaçlamakla kalmayıp doğacı bilim yöntemini dinsel çerçeveye oturtulmuş bir bilim yorumuyla değiştirmek istemektedir.

Neden Evrimi Öğretmeliyiz?

Eğer evrim o kadar tartışmalı ise neden bu kadar sıkıntıya girilsin ki? Neden o zaman bilim müfredatından çıkartılmıyor? İnsanların hayatını gerçekten etkilemeyen akademik bir konu sonuçta, öyle değil mi?

Yanlış. Evrim tüm biyolojinin temelidir. Evrimi anlamak fizik ya da kimyayı anlamak kadar günlük yaşamla ilintilidir ve evrimsel biyolojideki araştırmalar yaşamlarımızı doğrudan ve dolaylı olarak etkilemektedir. Bilimin insan etkinliklerine başarılı bir şekilde uygulanması doğru bir temel bilime tamamıyla bağlıdır. Temel bilimi yok saymak ya da çarpıtmanın kötü sonuçları Sovyetler Birliği'nde 1930'lar ve 1960'ların sonlarında trajik bir şekilde yaşanmıştır. Bu zamandan önce Rusya ve ilk dönem Sovyetler Birliği evrimsel genetik de dâhil olmak üzere genetik konusunda dünyanın öncüsüydü. Ancak Stalin'in yönetimi altında Mendelcilik ve Darwincilik istenmeyen ya da tehlikeli Batı ideolojileri olarak kabul edilmeye başlandı. Bilimsel bir eğitimi olmayan bir ziraatçı olan Trofin Lysenko, genetiği devlete karşı, kapitalist, burjuva bir tehdit olarak ilan ederek Stalin'in desteğini kazandı ve genetikçilerin yargılandığı ve mahkum edildiği ve genetik araştırma ve eğitiminin ortadan kaldırıldığı bir kampanya başlattı. Mendelci-Darwinci uyarlanma görüşünü reddeden Lysenko, canlıları düşük sıcaklıklar gibi çevresel etkilere maruz bırakarak yavrularda kalıtsal uyarlanmalar yaratılacağını söyleyen Lamarkçı bir doktrinin propagandasını yaptı. Lysenko bu anlayışa uyacak şekilde Sovyet tarım uygulamalarını tamamen değiştirdi. Sonuç Sovyet gıda üretimi ve Sovyet insanı için tam bir felaket oldu. Ayrıca, batıdaki araştırmalarda geliştirilen gıda üretimindeki önemli yeniliklerde de Sovyetler Birliği'ni geri bıraktırmış oldu (Soyfer 1994). Özgür bilimsel araştırmanın önemi ve bilimin ideolojik denetiminin toplum refahını tehdit edecek ne tür tehlikeler barındırdığı konusunda bundan daha dramatik bir ders yoktur.

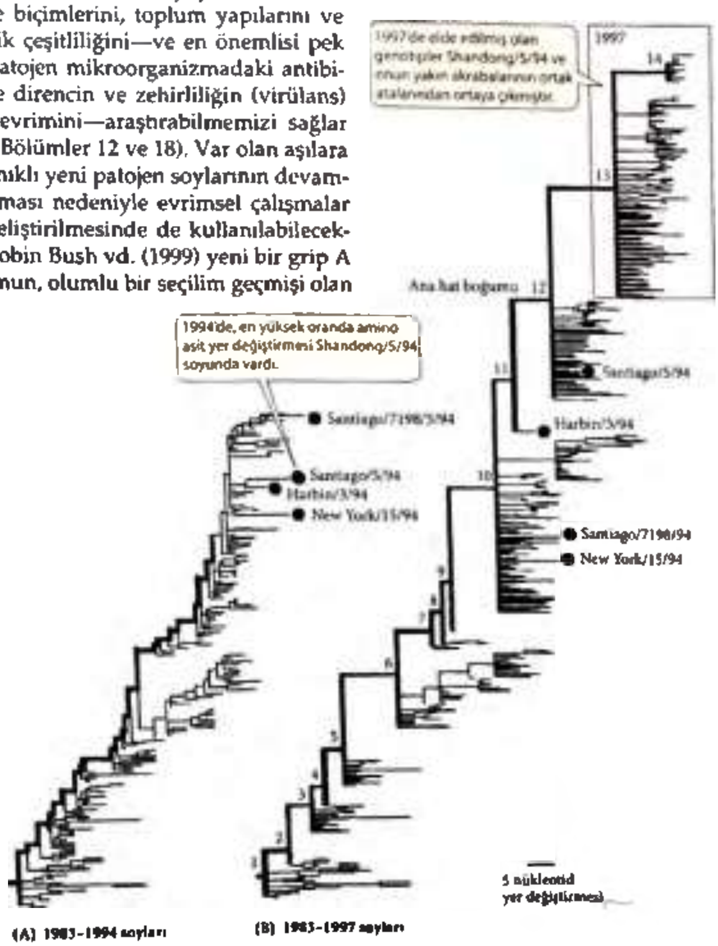
Öğrencileri evrim konusunda eğitmek, onlara sadece evrimsel süreçler ve evrimsel tarih hakkındaki temel ilkeleri ve olguları öğretmek değil, aynı zamanda evrimsel bilimde kullanılan kavramları ve hipotezlerin sınanma yollarını öğretmektir. Söz gelimi evrimsel biyologlar hem tür içi hem de türler arası çeşitliliğin araştırılması konusunda uzmanlaşırlar ve kullandıkları kavramsal yaklaşımlar ve yöntemlerin uygulama alanı geniştir. Sadece genetik ve genetik olmayan çeşitliliğin öneminin farkında olmak yararlı bir derstir: Örneğin doktor ya da hasta herkes, insanların ilaçlara (ya da hastalıklara) farklı tepkiler verebileceğinin farkında olmalıdır. Genetik ve genetik olmayan çeşitlilik arasındaki farkın anlaşılması etnik ya da "ırksal" gruplar arasındaki farklılıklar hakkında öne sürülen iddiaları yorumlamak için çok önemlidir (bkz. Bölüm 9). Ayrıca evrimsel biyoloji bir özelliğin kalıtsal olsa bile çevresel değişikliklerce (mesela tıbbi ya da eğitime bağlı müdahaleler) kolayca değiştirilebileceğini gösterir.

Şimdi kısaca evrimsel biyolojinin pratik sonuçlarını ele alalım.

Sağlık ve tıp

Genetik hastalıklara değişmiş genler ya da kromozomlar neden olmaktadır. Toplum genetik çalışmaları (söz gelimi değişmiş hemoglobin ve G6PD lokus; bkz. Bölüm 12) bunların ne kadar yaygın olduğunu açıklamamıza yardımcı olur ve GENETİK DANIŞMANLIK—genetik olarak sorunlu çocuk doğumunun olasılığı hakkında insanlara tavsiyede bulunmak—için bir temel oluşturur. Bir bireyin belli bir mutasyonu taşıyıp taşımadığını saptamak öncelikle gen ve mutasyon bölgesinin haritalanmasını gerektirir. Bu işi yapmanın en esaslı yöntemlerinden biri toplum genetiğe dayanan bağlantı dengesizliği haritası hazırlamaktır (zararlı bir alel ve bağlı belirteç arasındaki birlikteliğin tutarlılığının kullanılması, bkz. Bölüm 9). Ayrıca evrimsel biyologlar doğal seçilimin DNA dizilimi üzerinde çalıştığı bölgeyi saptamak için yöntemler geliştirmiştir (bkz. Bölümler 12 ve 19). Bu yöntem genin ve onun proteininin nasıl bozuk işlev ürettiğini anlamanın ilk adımıdır. Türler arasında karşılaştırma da yararlı olabilir: Birçok gende, insanlarda şiddetli genetik hastalığa neden olan mutasyonlar, hayvan dalları (phylum) arasında en fazla muhafaza edilmiş olan amino asit konumlarında ortaya çıkar ve türler arasında gözlenen çeşitlilikten işlevsel olarak daha radikal amino asit değişikliklerine neden olur (Miller ve Kumar 2001). Bu bulgu türler arasında genetik karşılaştırmanın henüz iyi anlaşılmamış olan genetik hastalıkların nedenlerini saptamakta yararlı olabileceğini göstermektedir.

Evrimsel biyoloji bulaşıcı hastalıkları anlamak ve onlara karşı savaşmak için zorunludur. Hastalık yapan canlıların üreme biçimlerini, toplum yapılarını ve genetik çeşitliliğini—ve en önemlisi pek çok patojen mikroorganizmadaki antibiyotiğe direncin ve zehirliliğin (virülans) hızlı evrimini—araştırabilmemizi sağlar (bkz. Bölümler 12 ve 18). Var olan aşılara dayanıklı yeni patojen soylarının devamlı artması nedeniyle evrimsel çalışmalar aşı geliştirilmesinde de kullanılabilecektir. Robin Bush vd. (1999) yeni bir grip A soyunun, olumlu bir seçilim geçmişi olan

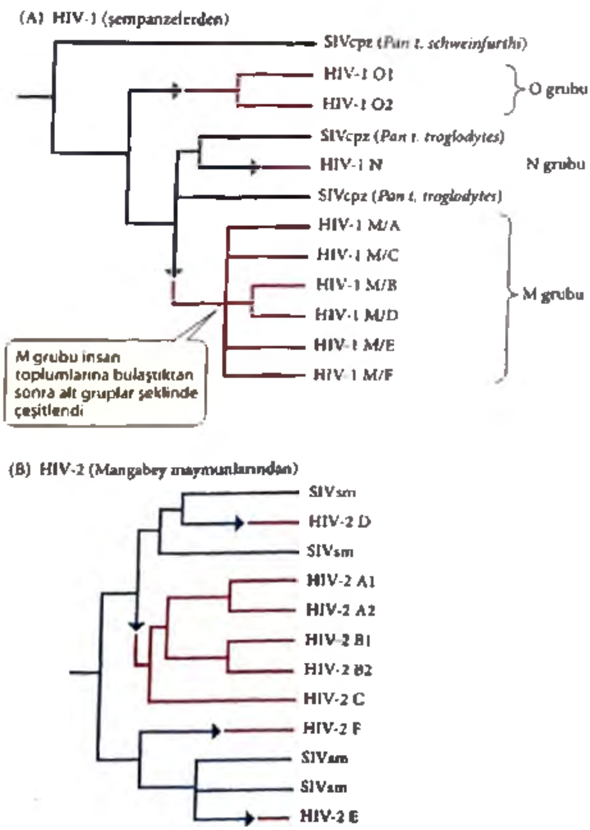


Şekil 22.2 Filogenetik analizle grip A virüsünün salgın soylarının kestirilmesi. (A) 1983'den 1993-1994 grip sezonundaki grip virüs soylarının filogenisi. Koyu çizgi ya da "gövde" bu dönemde döl bırakabilmeyi başarabilmiş tek bir soy hattını göstermektedir. İsimlendirilmiş yuvarlaklar hemagglutinin geninde pozitif olarak seçilmiş yerlerde benzersiz derecede yüksek amino asit yer değiştirmesine uğramış soyları göstermektedir. Shangdong/5/94 nesli en yüksek yer değiştirme oranına sahipti ve araştırmacılar gelecekteki salgınların bu ya da yakın bir soydan türeyeceğini öngördüler. (B) 1983'den 1996-1997 grip sezonundaki virüs kuşaklarının filogenisi. Bu sezonda 13 ve 14. düğümden kaynaklanan genotipler örneklenmişti. Bu genotipler araştırmacıların tahmin ettiği gibi Shangdong/5/94 ve onun yakın akrabalarının ortak atası olan 12. düğümden türemiştir (Bush vd. 1999 ©AAAS'den alınmıştır).

hemagglutinin genindeki (insan antikorlarının ana hedefidir) şifrelerdeki mutasyonlarının artması sayesinde uyumlarını arttırarak yayıldığını iddia eden hipotezi sınadılar. Yeni aşıların bu soylara karşı koruma sağlaması gerekmektedir. Bush vd., 1993-1994 sezonunda ayrılmış olan soylar arasında filogenetik ilişkiler saptadı ve hemagglutinin genindeki olumlu olarak seçilmiş yerlerde en fazla amino asit yer değiştirmelerine maruz kalmış soyları (söz gelimi Shandong/5/94) belirlediler (Şekil 22.2A). Shandong/5/94 ya da bunun yakın akrabalarının daha sonra geniş bir bölgeye yayılan soyların ataları olduğu kestiriminde bulundular. Kestirimleri doğru çıktı (Şekil 22.2B). Bu yöntem var olan hangi nadir soyun salgın soylarına yol açma olasılığının yüksek olduğunu kestirmeyi olanaklı kılabilir ve bu sayede bu soylar yayılmadan önce aşı geliştirilebilir.

Bazı durumlarda nerede ve ne zaman bulaşıcı bir hastalığın ortaya çıktığını öğrenebiliriz. Mesela biri (HIV-2) büyük ölçüde Afrika ile sınırlı ve diğeri (HIV-1) dünya çapında salgına yol açan insan bağışıklık sistemi yetersizliği virüsünün iki ana tipi vardır. Her iki tipte de belli sayıda ayrı soy grupları vardır: Kendisi de başka birçok alt grupları içeren HIV-1 M grubu salgınların çok büyük bir kısmının nedenidir. En azından 18 çeşit alakalı virüsün (lentivirüsler) her biri farklı bir virüs taşıyan en az 20 Afrika primat türünü etkilediği bilinmektedir. Filogenetik analizler HIV-2'nin mangabey maymununa bulaşan simiyan bağışıklık sistemi yetersizliği virüsü SIVsm'den türediğini ve HIV-1'in ise iki şempanze alt türü tarafından taşınan bir virüs olan SIVcpz'den bir çok defa türediğini göstermiştir (Şekil 22.3). Ayrıca HIV genlerinin dizi evrimi hızı oldukça doğru olarak bilinmektedir. Bu bilgi araştırmacıların HIV-1'in M grubu soylarının son ortak atasının 1930'larda olduğunu büyük bir güvenirlikle saptamalarını sağlamıştır. Bu sonuç insan HIV-1'in kökeni hakkındaki bir hipotezle—bu virüsün 1957–1960 döneminde poliovirüs aşı denemelerindeki hatalardan kaynaklanmaktadır—çelişmekte ama HIV-1'in Afrika'da olasılıkla yiyecek için kesilmiş olan şempanzelerin kanı yoluyla birçok defa insanlara bulaştığını iddia eden hipotezi desteklemektedir (Hahn vd. 2000; Korber vd. 2000). Türler arası bulaşma diğer primat lentivirüsleri için de saptanmıştır. Bu sonuç gelecekte de insanların bu virüsü aynı şekilde alabileceği kaygısına neden olmaktadır.

Evrimsel çalışmalar genlerin temel doku uyuşum kompleksi gibi pek çok normal fizyolojik işlevlere ışık tutmuştur (bkz. Bölüm 12). DARWINCI TIP insan işlevi ve kötü-işlev hipotezlerini geliştirir ve sınar. Örneğin ateş vücudun enfeksiyonla mücadele etmesini sağlayan uyarlanımsal bir mekanizmadır (Nesse ve Williams 1994). (Evrim ve tıp hakkında ayrıca bkz. Trevathan vd. 1999; Stephens ve Price 1996.)



Şekil 22.3 İnsan bağışıklık sistemi yetersizliği virüsünün iki ana tipi olan HIV-1 ve HIV-2 gruplarının sistematik filogenetik ilişkisi her iki virüsün de şempanzelerden ve mangabeylerden insanlara birçok kez bulaştığını göstermektedir. Lentivirüs SIVcpz iki şempanze alt türünde (*Pan troglodytes* ve *Pan troglodytes schweinfurthi*) bulunmaktadır. HIV-1'in üç farklı grubu (O, N ve M) SIVcpz atalarından türemiş ve muhtemelen insanlara birbirinden bağımsız olarak bulaşmıştır (dallar arasında oklarla gösterilmektedir). Benzer şekilde, HIV-2 SIVsm'den türemiş ve insanlara en az dört kez bulaşmıştır (Hahn vd. 2000).

Tarım ve doğal kaynaklar

Evcil bitki ve hayvanların ıslah edilmiş çeşitlerini geliştirmek yapay seçilimle evrimdir. Evrimsel genetik ve bitki-hayvan yetiştirme bir yüz yıldan fazla bir süredir çok yakın ve karşılıklı fayda ilişkisi içindedir. Kuramsal evrimsel yöntemler ve *Drosophila* ve diğer model canlılar üzerindeki deneysel çalışmaların her ikisi de hem geleneksel yetiştirme hem de istenen özelliklere katkıda bulunan genleri bulmak ve tanımlamak için kullanılan modern QTL analizlerine katkıda bulunmuştur.

Tarımcılar evrimsel biyologların uzun süredir bildiğini acı tecrübeleriyle öğrendiler: Bir toplumun uzun-dönem başarısı için genetik çeşitlilik zorunludur. Örneğin, 1960'ların sonlarında ABD'de ekilmiş olan mısır tohumunun %85'inden fazlasında erkek çiçeğin gelişimini baskılayan bir genetik faktör yaygındır (aslında bu da genetik olarak tekdüzenli melez çeşitler üretmek için yararlıdır). Bu etkenin, mısırı 1970'de 1 milyar dolarlık bir zarara neden olan güney (**ABD'nin güneyi; çevirenin notu**) mısır yaprağı pasına yol açan mutant bir mantar ırkının etkisi altında bıraktığı ortaya çıktı. Bu örnek, hastalığa dayanıklılık gibi çeşitli özellikleri verebilecek gen taşıyan farklı ürün soyları için "eşey plazması" bankaları inşa etmenin neden önemli olduğunu göstermektedir. Yararlı genler tarımsal ürün bitkileriyle ilgili doğal türler içinde de bulunabilirler. Söz gelimi, domates üzerinde yapılan genetik ve evrimsel çalışmalar Güney Amerika'da pek çok ilişkili türün çalışılmasına yol açtı. Bu türlerde çeşitli hastalıklara dayanıklılık sağlayan en az 40 gen keşfedildi. Bunların 20'si ticari domateslere aşılandı. Tuzluluk ve kuraklığa dayanıklılık gibi diğer özellikleri veren doğal tür genlerinin araştırmaları da sürmektedir. Bu yaklaşım filogenetik, evrimsel genetik ve evrimsel ekolojiye dayanmaktadır.

Doğal türlerden gelen genler, genetik mühendisliğin moleküler yöntemleri sayesinde de ürünlere aşılanabilir. Evrimsel biyoloji tarımdaki bu devrime gen haritalama yöntemiyle yararlı özelliklerin genlerinin olası kaynaklarını belirleyerek ve transgenik canlılar tarafından yol açılabilecek olası riskleri değerlendirerek katkıda bulunmaktadır. Genetik mühendisliği birçok nedenle tartışmalıdır; örneğin transgenlerin tarımsal ürün bitkilerinden doğal türlere yayılabileceği gibi bir endişe vardır. Böyle bir bulaşma doğal bitkileri daha güçlü zararlı otlar haline dönüştürebilir. Filogenetik çalışmalar hangi doğal türlerin tarımsal ürün bitkileriyle melezlenebileceğini saptamaya yardımcı olur ve toplum genetik yöntemleri, transgenlerin uyum başarısı etkilerini ve doğal bitki toplumlarına gen akışı olasılıklarını tahmin etmeye yarar.

Böcekler, zararlı bitkiler ve diğer canlılar milyarlarca dolarlık ürün kayıplarına neden olmaktadır. Bu kayıpların çoğu ürün zararlılarının kimyasal böcek ve bitki öldürücülere direnç geliştirmesi nedeniyledir (bkz. Bölüm 12). Bu direnç sadece tarımın maliyetini arttırmakla kalmıyor aynı zamanda ürünlerin üzerine her defasında daha fazla zehirli kimyasal püskürtülmesine neden oluyor. Bu zehirli kimyasalların bazıları insan dahil beslenme zincirinin daha üst seviyelerine kadar yükselebilmektedir. Bu nedenle birçok ürün zararlısıyla BÜTÜNLEŞTIRILMIŞ ZARARLI YÖNETIMI yoluyla mücadele edilmektedir. Bu yöntem kimyasal zararlı öldürücülerle birlikte bu zararlıların doğal düşmanlarının ortama dahil edilmesi (BIYOLOJIK KONTROL) gibi kimyasal olmayan yöntemleri birlikte kullanmaktadır. Bazı bölgelerde böcek öldürücü kullanma yönergeleri evrimsel biyologların zararlı toplumların ilaçlara hassasiyetlerinin nasıl sürdürülebileceği konusundaki tavsiyelerine dayanmaktadır (bkz. Gould 1998; Gould vd. 2002). Biyolojik kontrol yöntemlerinin gelişmesi de evrimsel analizlerden yararlanır. Aniden yeni bir böcek türü bir üründe ortaya çıktığı zaman bunu ilk teşhis eden ve nereden gelmiş olacağını saptayan filogenetik sistematiktir. Tam burada entomologlar doğal düşmanları araştırmaya başlar; özellikle de yeni zararlının alakalı olduğu türün bilinen düşmanlarıyla akraba olanları araştırırlar. Aynı şekilde, zararlı ve saldırgan bitkileri kontrol etmek için kullanılan bitki yiyen böcekler dikkatle gözlenmeli ve bunların aynı zamanda ürünlere ve yerli bitkilere de saldırmayacağından emin olunmalıdır. İyi bir yaklaşım bunların hedef bitki türleriyle akraba olan bitkilerle beslenme ya da onlara uyum sağlama potansiyelinin olup olmadığının izlenmesidir (Futuyma 2000).

Evrimsel biyolojinin yöntemleri diğer biyolojik kaynakların idaresi ve geliştirilmesine de katkıda bulunmaktadır. Söz gelimi balıkçılık biyologları, farklı yumurtlama yerlerinden göç eden balık sürülerini ayırt etmek için (bu konunun çok büyük politik ve ekonomik sonuçları vardır) genetik belirteçler ve toplum genetiği yöntemlerini kullanır. Genetik analizler de aynı şekilde ormancılıkta (örneğin ticari olarak kozalaklı ağaçların geliştirilmesinde) önemlidir.

Çevre ve korumacılık

Birkaç örnekte, evrimsel biyoloji zayıflamış arazinin ıslahı ve iyileştirilmesine katkıda bulunmuştur. Söz gelimi, nikel ve diğer ağır metallere dayanıklılık geliştirmiş çimen toplumları (bkz. Bölüm 13) madencilik etkinlikleri sonucunda çoraklaşmış araziyi canlandırmak için kullanılabilir ve bu tür bazı bitkiler toprak ve sudaki kirlilikleri uzaklaştırmak için bile kullanılabilir.

İnsan etkinliklerinin çevrenin üzerindeki her türlü etkisi sonucunda, artan bir kitle yok oluşu olayının başladığı konusunda en küçük bir kuşku yoktur. Korumacılığın en önemli araçlarının daha çok siyasal, yasal ve ekonomik uzmanlık gerektirdiği açıktır: Koruma alanlarındaki doğal yaşamı koruma, balık toplumları ve diğer biyolojik kaynakların sömürülmesine sınırlar getirme, kirlenme ve küresel ısınmayı azaltma gibi. Fakat biyologlar ve evrimsel biyologlar korumacılık çabalarına vazgeçilmez katkılarda bulunmaktadır. Filogenetik bilgi sayesinde biyolojik olarak farklı türlerin en önemli çeşitlerini korumak için potansiyel doğal rezervlerin nerelerde bulunması gerektiğini saptarlar; evrimsel biyocoğrafya sayesinde ise pek çok endemik türün bulunduğu bölgeleri belirlerler (mesela Madagaskar); genetik yöntemler ve kuram sayesinde nadir türlerdeki kendileşme çöküntüsünü önler ve genetik olarak benzersiz toplumları ayırt ederler ve genetik belirteçler kullanarak yok olma tehlikesi altındaki türlerin yasadışı trafiğini teşhis ederler (bkz. Baker vd. 2000).

Doğayı ve insanı anlama

Oscar Wilde, "Bütün sanat mükemmel bir şekilde yararsızdır" demiştir. Wilde bunu büyük bir övgü olarak söylemiştir: Sanat yararcı bir temellendirmeye ihtiyaç duymayan bir insan ürünüdür. Bu ürün ancak insanlığın kendini ifade etme biçimi—gerçekten de insanlığın tanımlayıcı özelliklerinden biri—olarak temellendirilebilir.

Bizim için en anlamlı olan pek çok şey "mükemmel bir şekilde yararsızdır": müzik, gün batımı, temiz bir kumsalda yürümek, beysbol, futbol, flimler, bahçecilik, ruhsal ilham—ve anlama. Konu matematik, doğal dünya, felsefe ya da insan doğası olabilir ama anlama çabası pratik sonuçlarından bağımsız olarak başlı başına bir ödüldür.

Canlıların akıl almaz çeşitliliğini, hücrenin, gelişmenin ya da beyinlerimizin karmaşıklığını ve tüm şaşırtıcı şeylerin nasıl ortaya çıktığını bilmek merak ve hayranlık duygusu olan herkes için büyük bir ödüldür. Böylesi bir bilgiye ulaşmış olmak bilim ve teknolojideki diğer gelişmelerle birlikte insanlığın en değerli başarısıdır. Aynı şekilde, ne kadar sınırlı da olsa, biz insanların ne olduğunu ve nasıl ortaya çıktığını biraz olsun anlamak çok büyük bir ödüldür. 3.5 milyar yıllık şeceremizi, ne zaman ve nasıl ve atalarımızın neden şu andaki durumumuza yol açan özellikleri geliştirdiklerini, nasıl ve ne zaman modern insanların Afrika'da ortaya çıktığını ve dünyanın geri kalanını kontrolleri altına aldıklarını, tüm insanların genetik olarak birbirleriyle nasıl da aynı olduğunu ve yine de genetik olarak ne kadar farklı olduğumuzu öğrenmek hayranlık uyandırıcı ve yücelticidir. "İnsan doğasını," genlerimizin ve dolayısıyla evrimsel geçmişimizin ve kültürün, toplumsal kuvvetlerin ve benzersiz bireysel öğrenme ve deneyimleme geçmişimizin davranışlarımızı nasıl şekillendirdiğini anlamaya çalışmak hem kışkırtıcı hem de önemlidir.

İnsan doğası ve tarihi hakkındaki hiçbir anlama etkinliği, bilimsel bakış açısı—evrim düşüncesi de dâhil olmak üzere—olmadan eksiksiz sayılmaz. Öte yandan, İncil nasıl haçlı seferleri, engizisyon ve cadı avlarını haklı çıkarmak için kullanıldıysa, bilimsel düşünceler de sosyal eşitsizlik ve hatta zulmü haklı çıkarmak için kullanılmıştır. İlk zamanlarında evrimsel bilim "sosyal Darwincilik" sloganıyla ırkçılığı ve emperyalist egemenliği haklı çıkarmak, kadınları siyasal ve ekonomik iktidardan dışlamak ve yoksulluk, eğitimsizlik ve suçu toplumun büyük bir kesimini eğitim ve ekonomik yetersizlikten mahrum bırakan sosyal koşullara bağlamak yerine genetik yetersizliğe bağlamak için kullanıldı (Hofstadter 1955). Evrim, üremeleri için "üstün" insanları teşvik edip "düşük" insanları üremekten men etmeyi savunan Amerikan öjenik hareketini haklı çıkarmak için kullanıldı; Amerika Birleşik Devletleri göç politikasında ayrımcı kotaları haklı çıkarmak ve en kötüsü, en korkunç ifadesini Nazi Almanyası'nda bulan ırkçılığı haklı çıkarmak için kullanıldı. Tüm bu istismarlar yanlış anlamadan ya da verilerin ve evrim kuramının ve genetiğin

(ve buna kendileri yol açan bazı evrimsel biyolog ve genetikçilerin söylediklerinin) çarpıtılmasına dayanmıştır. Herhangi bir bilim gibi evrimsel biyolojinin de doğru anlaşılması onun kötü kullanımını önlemek için şarttır.

Bu nedenle evrimsel biyoloji, tıp, psikoloji, sosyoloji gibi "insan bilimleri" için önemli bir kaynaktır. Her ne kadar psikologlar ve antropologlar kendi aralarında "insan doğası"nın belirlenmesinde evrimin rolü konusunda farklı görüşlerde olsalar da, büyük kısmı evrimsel ilkeler hakkında belli bir bilginin zorunlu olduğu konusunda birleşirler. Ve her ne kadar evrimsel biyologlar ve sosyal bilimciler toplumsal politikayı oluşturmasalar da, kendi bilimlerinin istismar edilmesine karşı seslerini yükseltebilirler. Doğal olanın iyi olduğu ve dolayısıyla insan eylemini yönetmesi gerektiğini söyleyen "doğacı yanlış düşünce" ("naturalistic fallacy") gibi evrimsel biyoloji hakkındaki yanlış anlamalara işaret edebilirler. Sosyal Darwincilik bu yanlışa dayanmaktadır; eşcinselliğin üremeye yol açmadığı için yanlış olduğu iddiası ve kadınlar "doğal" olarak gelişmiş cinsiyet rolleri gereği erkeğe tabi olmalıdır düşüncesi de aynı yanlışa dayanmaktadır.

Evrimin ahlaki ve gayri ahlaki içeriği yoktur ve evrimsel biyoloji estetik ve etik için felsefi bir temel oluşturmaz. Fakat diğer bilgiler gibi evrimsel biyoloji de hastalıkları ve açlığı ortadan kaldırarak ve insan türünün hem benzerliklerini hem de farklılıklarını anlamamıza ve takdir etmemize yardımcı olarak insan özgürlüğü ve onuruna hizmet edebilir. Ve yaşamı tüm çeşitliliğiyle daha iyi kavramamızı sağlar: Darwin'in söylediği gibi, "sınırsız formlar: ne kadar güzel ve ne kadar harika."

Özet

1. Evrim bir olgudur—o kadar kuvvetle desteklenmekte olan bir hipotezdir ki yanlış olma olasılığı inanılmaz derecede düşüktür. Evrim kuramı spekülasyon değil evrimin nasıl meydana geldiğini açıklayan, çok iyi desteklenen hipotezler bütünüdür.
2. Her ne kadar pek çok insan evrim ile din arasında zorunlu bir uyumsuzluk olduğunu düşünmese de pek çok başka kimse evrimi reddeder ve onun yerine ilahi yaratılışı kabul eder çünkü onlar evrimin dini inançlarıyla çatıştığını düşünür. Yaratılışçıların dünyanın yaşı ve yaşamın ne zaman başladığı gibi konularda takındıkları tutumlar değişkendir.
3. Bilim hipotezleri geçici bir süre için kabul eder ve ikna edici yeni kanıtlar ortaya çıkınca değiştirir ve yalnızca sınanabilir hipotezlerle ilgilenir. Bilim, eleştirel değerlendirmeye tabi tutulan ve başkaları tarafından doğrulanan ve tekrar edilen deneysel ve gözlemsel çalışmalara dayanır. Buna karşın doğaüstü hipotezler test edilemez. Yaratılışçılık bilimin hiçbir özelliğine sahip değildir ve bu nedenle bilim sınıflarında öğretilme iddiası olamaz.
4. Evrim hakkındaki kanıtlar karşılaştırmalı morfoloji, gelişim, yaşam tarihleri ve diğer özellikler ile moleküler biyoloji, genom bilim, paleontoloji ve biyocoğrafya gibi biyoloji ve jeolojinin bütün alanlarından gelir. Ancak evrimsel ilkeler, iyiliksever bir akıllı tasarımcıdan beklenmeyecek, mükemmel olmayan uyarlanma, yararsız ya da artakalan özellikler, toptan yok olma, bencil DNA, eşeysel olarak seçilen özellikler, genomdaki genler arasındaki çatışma ve çocuk öldürme gibi özellikleri açıklayabilir. Ayrıca evrimin önerilmiş olan tüm mekanizmaları tamamen belgelenmiştir ve evrim gözlemlenmiştir.
5. Yaratılışçıların öne sürdüğü görüşlerin hepsi mantıksal olarak bilimsel açıdan yanlışlanabilir ve verilerle çelişkilidir.
6. Doğa ve insanlık hakkında nasıl düşüneceğimiz konusunda çok önemli sonuçları ve pek çok pratik açılımları olduğu için evrimi anlamak çok önemlidir. Evrimsel bilim tıbba ve halk sağlığına, tarıma ve doğal kaynaklar yönetimine, zararlılarla savaşıma ve korumacılığa katkıda bulunur.

Terimler ve Kavramlar

akıllı tasarım
"bilimsel yaratılışçılık" ("yaratılış bilimi")
doğal yasalar
hipotez
ilahi evrim
kuram
olgu
özel yaratılış
yaratılışçılar

İleri Okuma Önerileri

Birçok mükemmel Web sitesi evrim hakkında bilgi sunmakta ve yararlı bir eğitim yardımcısı olarak hizmet etmektedir. "Evrimi Anlamak" http://evolution.berkeley.com her seviyedeki öğretmenler için içerik ve kaynak sağlamak amacıyla Kaliforniya Üniversitesi Paleontoloji Müzesi tarafından geliştirilmiş olağanüstü bir sitedir. "Evrim" (www.pbs.org/wgbh/evolution) Kamu Yayın Sisteminde (Public Broadcast System) yayınlanmış etkileyici WGBH/NOVA dizi programlardan oluşan, dinsel konuları ve evrimin pratik sonuçlarını da içeren pek çok evrimsel mesele konusunda güvenilir ve zevk verici bir turdur. CD olarak WGBH, 125 Western Avenue, Boston, MA, 02134 adresinden temin edilebilir. Bilim Eğitimi Ulusal Merkezi (P. O. Box 9477, Berkeley, CA 94709-0477; www.ncseweb.org) aktif olarak evrimi desteklemekte ve yaratılışçılıkla mücadele etmektedir. Çok yararlı bir bilgi kaynağıdır ve *NCSE Reports* isimli bir gazete yayımlamaktadır.

Bilim Eğitimi Ulusal Merkezi başkanı olan Eugenie Scott muhtemelen evrim-yaratılış tartışması hakkında herkesten daha fazla şey biliyordur. *Evolution vs. Creationism: An introduction* (Greenwood Pres, Westport, CT, 2004) adlı kitabı konuya çok ideal bir giriştir. B. J. Alters ve S. M. Alters'in *Defending evolution in the classroom: A guide to the creation/evolution controversy* (Jones ve Bartlett, Sudbury, MA 2001) evrimin nasıl sunulacağı ve öğretileceği konusunda akıllıca yapılmış bir analizdir. Ulusal Bilimler Akademisi, öğretmenleri ve siyaset üretenleri hedefleyen iki belge yayımladı. Bilimsel otoritelerin hazırladığı *Teaching about evolution and the nature of science* (National Academy press, Washington, DC, 1998) başlıklı kitap eğitimde kullanmak için "diyaloglar" sunar, öğrencilerin evrim hakkında neleri bilmeleri gerektiğini belirtir, eğitim için etkinlikler ve malzemeler önerir, mahkeme kararlarını özetler ve evrim eğitimi hakkında çeşitli örgütlerden derlenmiş görüşleri aktarır. *Science and creationism: A view from the National Academy of Sciences* (ikinci yayım, National Academy Press, Washington, DC, 1999) evrim hakkındaki kanıtları özetler, bilimin diğer insan etkinliklerinden nasıl ayrıldığını açıklar ve yaratılışçıların iddialarını analiz eder. (Her iki kitap the Press at 2101 Constitution Avenue, NW, Box 285, Washington, DC 20055, adresinden edinilebilir ya da www.nap.edu adresi yoluyla ulaşılabilir.

M. Pigliucci'nin *Denying evolution: Creationism, scientism, and the nature of science* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2002) adlı kitabı yaratılışçılık ve bilimin, biyoloji ve bilim felsefesi bakış açısıyla yapılmış mükemmel bir analizdir. R. T. Pennock'un *Tower of Babel: The evidence against the new creationism* başlıklı kitabı çağdaş yaratılışçılığın büyük ölçüde felsefi bakış açısıyla yazılmış olan ayrıntılı bir eleştirisidir. Ayrıca "akıllı tasarım"ın karşıtları ve taraftarlarının yazılarının bulunduğu ve R. T. Pennock tarafından yayına hazırlanmış *Intelligent design and its critics: Philosophical, theological, and scientific perspectives* (MIT Press, Cambridge, MA, 2001) eserine de bakınız.

Önemli bir üniversitede bir hücre biyoloğu olan K. Miller *Finding Darwin's God: A scientist's search for common ground between God and Evolution* (Harper-Collins, New York, 1999) adlı kitabında bir insanın evrim düşüncesini tamamen kabul edip bunu din ile bağdaştırabileceğini savunmaktadır.

J. J. Bull ve H. A. Wichman tarafından yazılan "Applied Evolution" (2001, *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 183-217) tıptan bilgisayar teknolojisine kadar evrimsel biyolojinin pek çok sosyal uygulamaları hakında kısa ve çok iyi bilgilendirici bir değerlendirmedir. Bu konudaki diğer kaynak ise "Evolution, Science, and Society"dir, http://www.amnat.org ya da *The American Naturalist* [2001, 158 (supplement): S1-S47.]

Kaynaklar

A

Abbott, R. J. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends Ecol. Evol.* 7: 401–405. [15, 16]

Abrams, P. A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 79–108. [18]

Abrams, P. A., and H. Matsuda. 1997. Fitness minimization and dynamic instability as a consequence of predator-prey coevolution. *Evol. Ecol.* 11: 1–20. [18]

Adey, N. B., T. O. Tollefsbol, A. B. Sparks, M. H. Edgell, and C. A. Hutchison III. 1994. Molecular resurrection of an extinct ancestral promoter for mouse L1. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 1569–1573. [3]

Adoutte, A., G. Balavoine, N. Lartillot, O. Lespinet, B. Prud'homme, and R. de Rosa. 2000. The new animal phylogeny: reliability and implications. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97: 4453–4456. [5]

Agrawal, A., Q. M. Eastman, and D. G. Schatz. 1998. Implications of transposition mediated by *V(D)J*-recombination proteins RAG1 and RAG2 for origins of antigen-specific immunity. *Nature* 392: 744–751. [19]

Alberch, P., and E. A. Gale. 1985. A developmental analysis of an
evolutionary trend: Digital reduction in amphibians. *Evolution* 39: 8–23. [20, 21]

Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster, and D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296–317. [3]

Allison, A. C. 1955. Aspects of polymorphism in man. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 239–255. [9]

Alroy, J. 1998. Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science* 280: 731–734. [7, 21]

Alroy, J. 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleisto cene megafaunal mass extinction. *Science* 292: 1893–1896. [5]

Alroy, J., P. L. Koch, and J. C. Zachos. 2000. Global climate change and North American mammal evolution. In D. H. Erwin and S. L. Wing (eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*, pp. 259–288. *Paleobiology* 25 (4), supplement. [7]

Alroy, J., C. R. Marshall, R. K. Bambach, and 22 others. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 6261–6266. [7]

Alters, B. J., and S. M. Alters. 2001. *Defending Evolution: A Guide to the Creation/Evolution Controversy*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA. [22]

Alvarez, L. W., W. Alvarez, F. Asaro, and H. V. Michel. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095–1108. [7]

Ambrose, B. A., D. R. Lerner, P. Ciceri, C. M. Padilla, M. F. Yanofsky, and R. J. Schmidt. 2000. Molecular and genetic analyses of the *silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Molec. Cell* 5: 569–579. [20]

Anderson, E. 1949. *Introgressive Hybridization*. Wiley, New York. [15, 16]

Andersson, M. B. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818–820. [11, 12]

Andersson, M. B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14, 17, 18]

Andersson, M. B., and Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 11: 53–58. [14]

Andolfatto, P., and M. Przeworski. 2001. Regions of lower crossing over harbor more rare variants in African populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 158: 657–665. [12]

Andrews, S. M., and T. S. Westoll. 1970. The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 68: 207–329. [4]

Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23: 219–238. [16]

Antonovics, J., A. D. Bradshaw, and R. G. Turner. 1971. Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Res.* 7: 1–85. [13]

Aquadro, C. F., D. J. Begun, and E. C. Kindahl. 1994. Selection, recombination, and DNA polymorphism in *Drosophila*. In B. Golding (ed.), *Non-neutral Evolution: Theories and Molecular Data*, pp. 46–56. Chapman & Hall, New York. [12]

Armbruster, P., W. E. Bradshaw, and C. M. Holzapfel. 1998. Effects of postglacial range expansion on allozyme and quantitative genetic variation of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Evolution* 52: 1697–1704. [9]

Armbruster, W. S., V. S. Di Stilio, J. D. Tuxill, T. C. Flores, and J. L. Velasquez Runk. 2000. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: A reevaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *Am. J. Bot.* 86: 39–55. [13]

Armbruster, W. S., C. Pélabon, T. F. Hansen, and C. P. H. Mulder. 2004. Floral integration, modularity, and accuracy. In M. Pigliucci and K. Preston (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, pp. 23–49. Oxford University Press, Oxford. [13]

Arnold, M. J. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, Oxford. [15]

Arnold, S. J. 1981. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic, and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35: 489–509. [13]

Arnqvist, G., and L. Rowe. 2002. Correlated evolution of male and female morphologies in water striders. *Evolution* 56: 936–947. [14]

Atlan, A., H. Merçot, C. Landre, and C. Montchamp-Moreau. 1997. The sex-ratio trait in *Drosophila simulans*: Geographical distribution of distortion and resistance. *Evolution* 51: 1886–1895. [14]

Atwood, R. C., L. K. Schneider, and F. J. Ryan. 1951. Selective mechanisms in bacteria. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 16: 345–355. [11]

Ausich, W. I., and N. G. Lane. 1999. *Life of the past*, fourth edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. [5]

Averoff, M., and N. H. Patel. 1997. Crustacean appendage evolution associated with changes in Hox gene expression. *Nature* 388: 682–686. [3]

Avise, J. C. 1998. *The Genetic Gods: Evolution and Belief in Human Affairs*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [8]

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [6]

Avise, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. Chapman & Hall, New York. [15, 17]

Avise, J. C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*, second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [9]

Avise, J. C., and R. M. Ball, Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 45–67. [15]

Avise, J. C., B. C. Bowen, T. Lamb, A. B. Meylan, and E. Bermingham. 1992. Mitochondrial DNA evolution at a turtle's pace: Evidence for low genetic variability and reduced microevolutionary rate in Testudines. *Mol. Biol. Evol.* 9: 433–446. [10]

Axelrod, R., and W. D. Hamilton. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211: 1390–1396. [14]

Ayala, F. J., M. L. Tracey, D. Hedgecock, and R. C. Richmond. 1974. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution* 28: 576–592. [15]

B

Backwell, P. R. Y., J. H. Christy, S. R. Telford, M. D. Jennions, and N. I. Passmore. 2000. Dishonest signaling in a fiddler crab. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 719–724. [14]

Bailey, W. J., D. H. A. Fitch, D. A. Tagle, J. Czelusniak, J. L. Slightom, and M. Goodman. 1991. Molecular evolution of the ψη-globin gene locus: Gibbon phylogeny and the hominoid slowdown. *Mol. Biol. Evol.* 8: 155–184. [2]

Baker, C. S., et al. 2000. Predicted decline of protected whales based on molecular genetic monitoring of Japanese and Korean markets. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1191–1199. [22]

Baldauf, S. L., A. J. Roger, I. Wenk-Siefert, and W. F. Doolittle. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972–977. [5]

Baldauf, S. L., D. Bhattacharya, J. Cockrill, P. Hugenholtz, J. Pawlowski, and A. G. B. Simpson. 2004. The tree of life: An overview. In J. Cracraft and M. J. Donoghue (eds.), *Assembling the Tree of Life*, pp. 44–75. Oxford University Press, New York. [2]

Bambach, R. K. 1985. Classes and adaptive variety: The ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic. In J. W. Valentine (ed.), *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macro evolution*, pp. 191–253. Princeton University Press, Princeton, NJ. [7]

Bambach, R. K., A. H. Knoll, and J. J. Sepkoski, Jr. 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99: 6854–6859. [7]

Barber, I., S. A. Arnott, V. A. Braithwaite, J. Andrew, and F. Huntingford. 2001. Indirect fitness consequences of mate choice in sticklebacks: offspring of brighter males grow slowly but resist parasitic infections. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 71–76. [14]

Barraclough, T. G., and A. P. Vogler. 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. *Am. Nat.* 155: 419–434. [16]

Barrett, S. C. H., and D. Charlesworth. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* 352: 522–524. [17]

Bartel, D. P. 2004. MicroRNAs: Genomics, biogenesis, mechanism, and function. *Cell* 116: 281–297. [19]

Barton, N. H., and B. Charlesworth. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 133–164. [12]

Barton, N. H., and B. Charlesworth. 1998. Why sex and recombination? *Science* 281: 1986–1990. [17]

Barton, N. H., and K. S. Gale. 1993. Genetic analysis of hybrid zones. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 13–45. Oxford University Press, New York. [15, 16]

Barton, N. H., and G. M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 113–148. [16]

Barton, N., and L. Partridge. 2000. Limits to natural selection. *BioEssays* 22: 1075–1084. [21]

Barton, N. H., and M. Turelli. 1989. Evolutionary quantitative genetics: How little do we know? *Annu. Rev. Genet.* 23: 337–370. [13]

Basolo, A. L. 1994. The dynamics of Fisherian sex-ratio evolution: Theoretical and experimental investigations. *Am. Nat.* 144: 473–490. [12]

Basolo, A. L. 1995. Phylogenetic evidence for the role of a preexisting bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B* 259: 307–311. [14]

Basolo, A. L. 1998. Evolutionary change in a receiver bias: a comparison of female preference functions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2223–2228. [14]

Bateman, A. J. 1947. Contamination of seed crops. II. Wind pollination. *Heredity* 1: 235–246. [9]

Baum, D. A., and K. L. Shaw. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. In P. C. Hoch and A. G. Stephenson (eds.), *Experimental and Molecular*

Approaches to Plant Biosystematics, pp. 289–303. Monographs in Systematic Botany. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO. [15]

Begun, D. R. 2004. The earliest hominins: Is less more? *Science* 303: 1478–1480. [4]

Behrensmeyer, A. K., J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, and S. L. Wing (eds.). 1992. *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago. [5]

Bell, G. 1982. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. University of California Press, Berkeley. [17]

Bell, G., and V. Koufopanou. 1986. The cost of reproduction. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 3: 83–131. [17]

Bell, M. A., J. V. Baumgartner, and E. C. Olson. 1985. Patterns of temporal change in single morphological characters of a Miocene stickleback fish. *Paleobiology* 11: 258–271. [4]

Bennett, A. F., R. E. Lenski, and J. E. Mittler. 1992. Evolutionary adaptation to temperature. I. Fitness responses of *Escherichia coli* to changes in its thermal environment. *Evolution* 46: 16–30. [8]

Bennetzen, J. L. 2000. Transposable element contributions to plant gene and genome evolution. *Plant Mol. Biol.* 42: 251–269. [8]

Benton, M. J. (ed.). 1988. *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford. [5]

Benton, M. J. 1990. The causes of the diversification of life. In P. D. Taylor and G. P. Larwood (eds.), *Major Evolutionary Radiations*, pp. 409–430. Clarendon Press, Oxford. [7]

Benton, M. J. 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. In D. Jablonski, D. H. Erwin, and J. Lipps (eds.), *Evolutionary Paleobiology*, pp. 185–210. University of Chicago Press, Chicago. [7]

Benton, M. J., and R. J. Twitchett. 2003. How to kill (almost) all life: The end-Permian extinction event. *Trends Ecol. Evol.* 18: 358–365. [7]

Berenbaum, M. R. 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution* 39: 163–179. [18]

Berenbaum, M. R., and A. R. Zangerl. 1988. Stalemates in the coevolutionary arms race: Synthesis, synergisms, and sundry other sins. In K. C. Spencer (ed.), *Chemical Mediation of Coevolution*, pp. 113–132. Academic Press, San Diego, CA. [18]

Bergman, A. and M. L. Siegal. 2003. Evolutionary capacitance as a general feature of complex gene networks. *Nature* 424: 549–552. [21]

Bermingham, E., and J. C. Avise. 1986. Molecular zoogeography of freshwater fishes in the southeastern United States. *Genetics* 113: 939–965. [16]

Bernays, E. A., and M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity by phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886–892. [18]

Bernstein, C., and H. Bernstein. 1991. *Aging, Sex, and DNA Repair*. Academic Press, San Diego, CA. [17]

Berthold, P., A. J. Heibig, G. Mohr, and U. Querner. 1992. Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species. *Nature* 360: 668–670. [13]

Berven, K. A., D. E. Gill, and S. J. Smith-Gill. 1979. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33: 609–623. [9]

Bharathan, G., and R. Sinha, R. 2001. The regulation of compound leaf development. *Plant Physiol.* 127: 1–5. [20]

Birch, L. C., T. Dobzhansky, P. D. Elliott, and R. C. Lewontin. 1963. Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution* 17: 72–83. [17]

Birkhead, T. R. 2000. *Promiscuity: An Evolutionary History of Sperm Competition*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [14]

Birkhead, T. R., and A. P. Møller. 1992. *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*. Academic Press, London. [14]

Bishop, J. A. 1981. A neo-Darwinian approach to resistance: Examples from mammals. In J. A. Bishop and L. M. Cook (eds.), *Genetic Consequences of Man Made Change*, pp. 37–51. Academic Press, London. [12]

Boag, P. T. 1983. The heritability of external morphology in Darwin's ground finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galápagos. *Evolution* 37: 877–894. [9]

Bodmer, W., and M. Ashburner. 1984. Conservation and change in the DNA sequences coding for alcohol dehydrogenase in sibling species of *Drosophila*. *Nature* 309: 425–540. [8]

Bonaparte, J. F. 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos. *Opera Lilloana* 26: 1–596. [5]

Bonnell, M. L., and R. K. Selander. 1974. Elephant seals: Genetic variation and near extinction. *Science* 184: 908–909. [10]

Bonner, J. T. 1988. *The Evolution of Complexity*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [21]

Borries, C., K. Launhardt, C. Epplen, J. T. Epplen, and P. Winkler. 1999. DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 901–904. [14]

Bouchard, T. J. Jr., D. T. Lykken, M. McGue, N. L. Segal, and A. Tellegen. 1990. Sources of human psychological differences: The Minnesota study of twins reared apart. *Science* 250: 223–228. [9]

Boucot, A. J. 1975. *Evolution and Extinction Rate Controls*. Elsevier, Amsterdam. [7]

Boureau, E. 1964. *Traité de paléobotanique*, Vol. III. Masson, Paris. [5]

Bourke, A. F. G., and N. R. Franks. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Bowler, P. J. 1989. *Evolution: The History of an Idea*. University of California Press, Berkeley. [1]

Boyce, M. S., and C. J. Perrins. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology* 68: 142–153. [14, 17]

Bradbury, J. W., and S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [14]

Bradshaw, A. D. 1991. Genostasis and the limits to evolution. The Croonian Lecture, 1991. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B 333: 289–305. [8, 13]

Bradshaw, H. D., S. M. Wilbert, K. G. Otto, and D. W. Schemske. 1998. Quantitative trait loci affecting differences in floral morphology between two species of monkeyflower. *Genetics* 149: 367–382. [15]

Briggs, D. E. G., and P. R. Crowther (eds.). 1990. *Palaeobiology: A Synthesis*. Blackwell Scientific, Oxford. [4]

Brisson, D. 2003. The directed mutation controversy in evolutionary context. *Crit. Rev. Microbiol.* 29: 25–35. [8]

Britten, R. J. 2002. Divergence between samples of chimpanzee and human DNA sequences is 5%, counting indels *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 13633–13635. [20]

Broadhead, T. W., and J. A. Waters. 1980. *Echinoderms: Notes for a Short Course*. Studies in Geology 3. University of Tennessee Dept. of Geological Sciences, Knoxville. [5]

Brodie, E. D. III. 1992. Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution* 46: 1284–1298. [13]

Brodie, E. D. III. 1993. Homogeneity of the genetic variance-covariance matrix for antipredator traits in two natural populations of the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution* 47: 844–854. [13, 16]

Brodie, E. D. III, and E. D. Brodie, Jr. 1999. Predator-prey arms races. *BioScience* 49: 557–568. [18]

Brodie, E. D., Jr., B. J. Ridenhour, and E. D. Brodie III. 2002. The evolutionary response of predators to dangerous prey: Hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts. *Evolution* 56: 2067–2082. [18]

Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Syst. Zool.* 39: 14–30. [6]

Brooks, D. R., and D. A. McLennan. 2002. *The Nature of Diversity: An Evolutionary Voyage of Discovery*. University of Chicago Press, Chicago. [3]

Brooks, L. D. 1988. The evolution of recombination rates. In B. R. Levin and R. E. Michod (eds.), *The Evolution of Sex*, pp. 87–105. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [18]

Brooks, R. 2000. Negative genetic correlation between male sexual attractiveness and survival. *Nature* 406: 67–70. [14]

Brown, J. H., and A. C. Gibson. 1983. *Biogeography*. Mosby, St. Louis. [6]

Brown, J. H., and M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*, second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA [5, 6]

Brown, W. L. Jr., and E. O. Wilson. 1956. Character displacement. *Syst. Zool.* 5: 49–64. [16, 18]

Brown, W. M., J. M. George, and A. C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 76: 1967–1971. [10]

Brunet, M., and 37 others. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418: 145–151. [4]

Brusca, G. J., and R. C. Brusca. 1978. *A Naturalist's Seashore Guide*. Mad River Press, Eureka, CA. [7]

Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [3]

Bull, J. J. 1983. *Evolution of Sex Determining Mechanisms*. Benjamin Cummings, Menlo Park, CA. [18]

Bull, J. J. 1994. Perspective: Virulence. *Evolution* 48: 1423–1437. [18]

Bull, J. J., and E. L. Charnov. 1985. On irreversible evolution. *Evolution* 39: 1149–1155. [21]

Bull, J. J., and W. R. Rice. 1991. Distinguishing mechanisms for the evolution of cooperation. *J. Theor. Biol.* 149: 63–74. [18]

Bull, J. J., and H. A. Wichman. 2001. Applied evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:183–217. [1]

Bull, J. J., I. J. Molineaux, and W. R. Rice. 1991. Selection of benevolence in a host–parasite system. *Evolution* 45:875–882. [18]

Burbrink, F. T., R. Lawson, and J. B. Slowinski. 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* 54:2107–2118. [9]

Bürger, R., and A. Gimelfarb. 1999. Genetic variation maintenance in multilocus models of additive quantitative traits under stabilizing selection. *Genetics* 152:807–820. [13]

Bürger, R., G. P. Wagner, and F. Stettinger. 1989. How much heritable variation can be maintained in finite populations by mutation-selection balance? *Evolution* 43: 1748–1766. [13]

Buri, P. 1956. Gene frequency drift in small population of mutant *Drosophila*. *Evolution* 10: 367–402. [10]

Burns, K. J., S. J. Hackett, and N. K. Klein. 2002. Phylogenetic relationships and morphological diversity in Darwin's finches and their relatives. *Evolution* 56: 1240–1252. [3]

Bush, G. L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution* 23: 237–251. [16]

Bush, R. M., C. A. Bender, K. Subbarao, N. J. Cox, and W. M. Fitch. 1999. Predicting the evolution of human influenza A. *Science* 286: 1921–1925. [22]

Buss, L. W. 1987. *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Butlin, R. 1989. Reinforcement of premating isolation. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, pp. 158–179. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [16]

Byrne, M., M. Timmermans, C. Kidner, and R. Martienssen. 2001. Development of leaf shape *Curr. Opin. Plant Biol.* 4: 38–43. [20]

C

Cain, M. L., V. Andreasen, and D. J. Howard. 1999. Reinforcing selection is effective under a relatively broad set of conditions in a mosaic hybrid zone. *Evolution* 53: 1343–1353. [16]

Cann, R. L., M. Stoneking, and A. C. Wilson. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31–36. [6]

Carlquist, S., B. G. Baldwin, and G. E. Carr (eds.). 2003. *Tarweeds and Silverswords: Evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO. [3]

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman, New York. [4, 5, 8]

Carroll, S. B. 2003. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature* 422: 849–857. [20]

Carroll, S. B., and C. Boyd. 1992. Host race radiation in the soapberry bug: Natural history with the history. *Evolution* 46: 1052–1069. [13]

Carroll, S. B., S. D. Weatherbee, and J. A. Langeland. 1995. Homeotic genes and the regulation and evolution of insect wing number. *Nature* 375: 58–61. [20]

Carroll, S. P., H. Dingle, and S. P. Klassen. 1997. Genetic differentiation of fitness-associated traits among rapidly evolving populations of the soapberry bug. *Evolution* 51: 1182–1188. [13]

Carroll, S. B., J. K. Grenier, and S. D. Weatherbee. 2001. *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Blackwell Science, Malden, MA. [20]

Carson, H. L. 1967. Selection for parthenogenesis in

Drosophila mercatorum. *Genetics* 55: 157–171. [17]

Carson, H. L. 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Am. Nat.* 109: 73–92. [16]

Carson, H. L., and B. A. Clague. 1995. Geology and biogeography of the Hawaiian Islands. In W. L. Wagner and V. A. Funk (eds.), *Hawaiian Biogeography*, pp. 14–29. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. [6]

Carson, H. L., and K. Y. Kaneshiro. 1976. *Drosophila* of Hawaii: Systematics and ecological genetics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 311–345. [3]

Cavalli-Sforza, L. L., and W. F. Bodmer. 1971. *The Genetics of Human Populations*. W. H. Freeman, San Francisco. [9, 12, 13]

Cavalli-Sforza, L. L., P. Menozzi, and A. Piazza. 1994. *The History and Geography of Human Genes*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [6, 9]

Chaline, J., and B. Laurin. 1986. Phyletic gradualism in a European Plio–Pleistocene *Mimomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia). *Paleobiology* 12: 203–216. [4]

Chapman, T., L. F. Liddle, J. Kalb, M. Wolfner, and L. Partridge. 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature* 373: 241–244. [14]

Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham, and L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.* 18: 41–47. [14]

Charlesworth, B. 1978. The population genetics of anisogamy. *J. Theor. Biol.* 73: 347–357. [18]

Charlesworth, B. 1982. Hopeful monsters cannot fly. *Paleobiology* 8: 469–474. [21]

Charlesworth, B. 1989. The evolution of sex and recombination. *Trends Ecol. Evol.* 4: 264–267. [17]

Charlesworth, B. 1990. The evolutionary genetics of adaptation. In M. Nitecki (ed.), *Evolutionary Innovations*, pp. 47–70. University of Chicago Press, Chicago. [21]

Charlesworth, B. 1994a. The effect of background selection against deleterious mutations on weakly selected, linked variants. *Genet. Res.* 63: 213–227. [12]

Charlesworth, B. 1994b. *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge. [17]

Charlesworth, B. 1997. Is founder-flush speciation defensible? *Am. Nat.* 149: 600–603. [17]

Charlesworth, B., and D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *Am. Nat.* 112: 975–997. [17]

Charlesworth, B., and C. H. Langley. 1989. The population genetics of *Drosophila* transposable elements. *Annu. Rev. Genet.* 23: 251–287. [19, 20]

Charlesworth, B., and S. Rouhani. 1988. The probability of peak shifts in a founder population. II. An additive polygenic trait. *Evolution* 42: 1129–1145. [16]

Charlesworth, B., R. Lande, and M. Slatkin. 1982. A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution* 36: 474–498. [16]

Charlesworth, B., M. T. Morgan, and D. Charlesworth. 1993. The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics* 134: 1289–1303. [12]

Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [12, 17]

Cheetham, A. H. 1987. Tempo of evolution in a Neogene bryozoan: Are trends in single morphological characters misleading? *Paleobiology* 13: 286–296. [4, 21]

Chen, F.-C., and W.-H. Li. 2001. Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees. *Am. J. Hum. Genet.* 68: 444–456. [20]

Cheng, C.-H., and L. Chen. 1999. Evolution of an antifreeze glycoprotein. *Nature* 401: 443–444. [19]

Chesser, R. T., and R. M. Zink. 1994. Modes of speciation in birds: a test of Lynch's method. *Evolution* 48: 490–497. [17]

Chiappe, L. M., and G. J. Dyke. 2002. The Mesozoic radiation of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 91–124. [4]

Christiansen, F. B. 1984. The definition and measurement of fitness. In B. Shorrocks (ed.), *Evolutionary Ecology*, pp. 65–79. Blackwell Scientific, Oxford. [12, 14]

Christiansen, F. B. 1990. Natural selection: Measures and modes. In K. Wöhrmann and S. K. Jain (eds.), *Population Biology: Ecological and Evolutionary Viewpoints*, pp. 27–81. Springer-Verlag, Berlin. [12]

Ciochon, R. L., and J. G. Fleagle (eds.). 1993. *The Human Evolution Sourcebook*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. [4]

Civetta, A., and A. G. Clark. 2000. Correlated effects of sperm competition and postmating female mortality. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 13162–13165. [14]

Clack, J. A. 2002a. *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods*. Indiana University Press, Bloomington. [4]

Clack, J. A. 2002b. An early tetrapod from "Romer's Gap." *Nature* 418: 72–76. [4]

Clark, A. G. 1993. Evolutionary inferences from molecular characterization of self-incompatibility alleles. In N. Takahata and A. G. Clark (eds.), *Mechanisms of Molecular Evolution*, pp. 79–108. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [17]

Clark, A. G., and D. J. Begun. 1998. Female genotypes affect sperm displacement in *Drosophila*. *Genetics* 149: 1487–1493. [14]

Clark, A. G., M. Aguadé, T. Prout, L. G. Harshman, and C. H. Langley. 1994. Variation in sperm displacement and its association with accessory gland protein loci in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 139: 189–201. [14]

Clark, A. G., S. Glanowski, R. Nielsen, P. D. Thomas, A. Kejariwal, M. A. Todd, D. M. Tanenbaum, D. Civello, F. Lu, B. Murphy, S. Ferriera, G. Wang, X. Zheng, T. J. White, J. J. Sninsky, M. D. Adams, and M. Cargill. 2003. Inferring non-neutral evolution from human-chimp-mouse orthologous gene trios. *Science* 302: 1960–1963. [19]

Clarke, P. H. 1974. The evolution of enzymes for the utilisation of novel substrates. In M. J. Carlile and J. J. Skehel (eds.), *Evolution in the Microbial World*, pp. 183–217. Cambridge University Press, Cambridge. [8]

Clarkson, E. N. K. 1993. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Chapman & Hall, London. [5]

Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Carnegie Institution of Washington Publication no. 520: 1–452. [9]

Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey. 1947. Heredity of geographically and ecologically isolated races. *Am. Nat.* 81: 114–133. [9]

Clegg, J. B., and D. J. Weatherall. 1999. Thalassaemia and malaria: new insights into an old problem. *Proc. Assoc.*

Am. Physicians 111: 278–282. [12]

Clutton-Brock, T. H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Clutton-Brock, T., and C. Godfray. 1991. Parental investment. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, third edition, pp. 234–262. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Coates, M. I., and J. A. Clack. 1990. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature* 347: 66–69. [4]

Cockburn, A. 1998. *Evolution* of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 141–177. [14]

Cohan, F. M. 1984. Can uniform selection retard random genetic divergence between isolated conspecific populations? *Evolution* 38: 495–504. [8]

Colbert, E. H. 1980. *Evolution of the Vertebrates*, third edition. Wiley, New York. [4]

Colegrave, N. 2002. Sex releases the speed limit on evolution. *Nature* 420: 664–666. [17]

Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899. [18]

Conant, R. 1958. *A Field Guide to Reptiles and Amphibians*. Houghton Mifflin, Boston, MA. [9]

Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.* 40: 49–78. [18]

Conner, J. K. 2002. Genetic mechanisms of floral trait correlation in a natural population. *Nature* 420: 407–410. [13]

Cook, C. D. K. 1968. Phenotypic plasticity with particular reference to three amphibious plant species. Pp. 97–111in *Modern Methods in Plant Taxonomy*, V. Heywood (ed.) Academic Press, London. [13]

Cook, L. M. 2003. The rise and fall of the *carbonaria* form of the peppered moth. *Q. Rev. Biol.* 78: 399–417. [12]

Coope, G. R. 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography, and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 249–267. [5, 16, 18]

Coope, G. R. 1995. Insect faunas in ice age environments: why so little extinction? In J. H. Lawton and R. M. May (eds.), *Extinction Rates*, pp. 55–74. Oxford University Press, Oxford. [21]

Cooper, S. B. J., K. M. Ibrahim, and G. M. Hewitt. 1995. Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Mol. Ecol.* 4: 49–60. [6]

Cooper, V. S., and R. E. Lenski. 2000. The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations. *Nature* 407: 736–739. [8]

Coyne, J. A. 1974. The evolutionary origin of hybrid inviability. *Evolution* 28: 505–506. [16]

Coyne, J. A. 1984. Genetic basis of male sterility in hybrids between two closely related species of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 4444–4447. [15]

Coyne, J. A. 1992. Genetics and speciation. *Nature* 355: 511–515. [16]

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 1989a. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* 43: 362–381. [15]

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 1989b. Two rules of speciation. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, pp. 180–207. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [15, 15]

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution* 51: 295–303. [15, 16]

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [16]

Coyne, J. A., and T. D. Price. 2000. Little evidence for sympatric speciation in island birds. *Evolution* 54: 2166–2171. [16]

Coyne, J. A., I. A. Boussy, T. Prout, S. H. Bryant, J. S. Jones, and J. A. Moore. 1982. Long-distance migration of *Drosophila*. *Am. Nat.* 119: 589–595. [9]

Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, pp. 29–59. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [15]

Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Austral. Syst. Bot.* 4: 211–227. [6]

Cracraft, J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 459–469. [6]

Creel, S., And P. M. Waser. 1991. Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses: Accident or adaptation? *Behav. Ecol.* 2: 7–15. [14]

Crow, J. F. 1993. Mutation, mean fitness, and genetic load. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 9: 3–42. [8, 12]

Crow, J. F., and M. Kimura. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. *Am. Nat.* 99: 439–450. [17]

Crow, J. F., and M. Kimura. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York. [10]

Crozier, R. H., and P. Pamilo. 1996. *Evolution of Social Insect Colonies*. Oxford University Press, Oxford. [14]

Cruzan, M. B., and M. L. Arnold. 1993. Ecological and genetic associations in an *Iris* hybrid zone. *Evolution* 47: 1432–1445. [15]

CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation). 1991. *The Insects of Australia*, second edition. Cornell University Press, Ithaca, NY. [4]

Culver, D. C. 1982. *Cave Life: Evolution and Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [17]

Cunningham, C., W.-H. Zhu, and D. M. Hillis. 1998. Best-fit maximum-likelihood models for phylogenetic inference: empirical tests with known phylogenies. *Evolution* 52: 978–987. [2]

Curtsinger, J. W., P. M. Service, and T. Prout. 1994. Antagonistic pleiotropy, reversal of dominance, and genetic polymorphism. *Am. Nat.* 144: 210–228. [12]

D

Dacosta, C. P., and C. M. Jones. 1971. Cucumber beetle resistance and mite susceptibility controlled by the bitter gene in *Cucumis sativus*. *Science* 172: 1145–1146. [18]

Daly, M., and M. Wilson. 1983. *Sex, Evolution, and Behavior*. Willard Grant Press, Boston, MA. [14]

Danforth, B. N., L. Conway, and S. Ji. 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Syst. Biol.* 52: 23–36. [21]

Darlington, C. D. 1939. *The Evolution of Genetic Systems*. Cambridge University Press, Cambridge. [16]

Darwin, C. 1854. *A Monograph of the Sub-class Cirripedia, with Figures of All the Species*. The Ray Society, London. [3, 4]

Darwin, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Modern Library, New York. [1, 2, 22]

Davies, N. B. 1991. Mating systems. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Ecological Approach*, third edition, pp. 263–294. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Davies, N. B. 1992. *Dunnock Behaviour and Social Evolution*. Oxford University Press, Oxford. [14]

Davies, N. B., and M. de L. Brooke. 1998. Cuckoos versus hosts: Experimental evidence for coevolution. In S. I. Rothstein and S. K. Robinson (eds.), *Parasitic Birds and Their Hosts: Studies in Coevolution*, pp. 59–79. Oxford University Press, New York. [18]

Davies, N. B., and T. R. Halliday. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* 275: 683–685. [14]

Dawkins, R. 1986. *The Blind Watchmaker*. W. W. Norton, New York. [11]

Dawkins, R. 1989. *The Selfish Gene*. Revised edition. Oxford University Press, Oxford. [11]

Dawkins, R., and J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. London B* 205: 489–511. [18]

Dean, A. M., D. E. Dykhuizen, and D. L. Hartl. 1986. Fitness as a function of β-galactosidase activity in *Escherichia coli*. *Genet. Res.* 48: 1–8. [11]

Deban, S. M., D. B. Wake, and G. Roth. 1997. Salamander with a ballistic tongue. *Nature* 389: 27–28. [21]

Deininger, P. L., and M. A. Batzer. 2002. Mammalian retroelements. *Genome Res* 12: 1455–65. [19]

Delson, E., I. Tattersall, J. A. Van Couvering, and A. S. Brooks (eds.) 2000. *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*, second edition. Garland Press, New York. [2]

de Muizon, C. 2001. Walking with whales. *Nature* 413: 259–161. [4]

Dennett, D. C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. Simon & Schuster, New York. [11, 21]

Depew, D. J. and B. H. Weber. 1994. *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. MIT Press, Cambridge, MA. [20]

de Queiroz, K., and M. J. Donoghue. 1990. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? *Cladistics* 6: 61–75. [15]

Dessain, S., C. T. Gross, M. A. Kuziora, and W. McGinnis. 1992. Antp-type homeodomains have distinct DNA-binding specificities that correlate with their different regulatory functions in embryos. *EMBO J.* 11: 991–1002. [20]

DeRisi, J. L., V. R. Iyer, and P. O. Brown. 1997. Exploring the metabolic and genetic control of gene expression on a genomic scale. *Science* 278: 680–686. [19]

Desmond, A., and J. Moore. 1991. *Darwin*. Warner Books, New York. [1]

Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge, MA. [6]

Dieckmann, U., and M. Doebeli. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400: 354–357. [16]

Diehl, S. R., and G. L. Bush. 1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, pp. 345–365. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [16]

Dilda, C. L., and T. F. C. Mackay. 2002. The genetic architecture of *Drosophila* sensory bristle number. *Genetics* 162: 1655–1674. [13]

Dobzhansky, Th. 1934. Studies on hybrid sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 21: 169–221. [15]

Dobzhansky, Th. 1936. Studies on hybrid sterility. II. Localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids. *Genetics* 21: 113–135. [15, 16]

Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York. [1, 16]

Dobzhansky, Th. 1948. Genetics of natural populations. XVIII. Experiments on chromosomes of *Drosophila pseudoobscura* from different geographic regions. *Genetics* 33: 588–602. [11]

Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and the Origin of Species*, third edition. Columbia University Press, New York. [15]

Dobzhansky, Th. 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 1–15. [15]

Dobzhansky, Th. 1956. What is an adaptive trait? *Am. Nat.* 90: 337–347. [13]

Dobzhansky, Th. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York. [8, 9, 11]

Dobzhansky, Th., and B. Spassky. 1969. Artificial and natural selection for two behavioral traits in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 62: 75–80. [9]

Dobzhansky, Th., and S. Wright. 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28: 304–340. [9]

Doebley, J., A. Stec, and C. Gustus. 1995. *teosinte branched1* and the origin of maize: Evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics* 141: 333–346. [20]

Donoghue, M. J. 1992. Homology. In E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, pp. 170–179. Harvard University Press, Cambridge, MA. [20]

Donoghue, M. J., J. A. Doyle, J. Gauthier, and A. G. Kluge. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 431–460. [4]

Doolittle, W. F. 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284: 2124–9. [19]

Drake, J. W., B. Charlesworth, D. Charlesworth, and J. F. Crow. 1998. Rates of spontaneous mutation. *Genetics* 148: 1667–1686. [8]

Dujon, B., and 66 others. 2004. Genome evolution in yeasts. *Nature* 430: 35–44. [19]

Dybdahl, M. F., and C. M. Lively. 1998. Host-parasite coevolution: evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* 52: 1057–1066. [18]

Dykhuizen, D. E. 1990. Experimental studies of natural selection in bacteria. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 393–398. [8]

E

Easteal, S., and C. Collett. 1994. Consistent variation in amino-acid substitution rate, despite uniformity of

mutation rate: Protein evolution in mammals is not neutral. *Mol. Biol. Evol.* 11: 643–647. [10]

Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [15]

Ebert, D. 1994. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite. *Science* 265: 1084–1086. [18]

Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586–608. [7, 18]

Eicher, D. L. 1976. *Geologic Time.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. [4]

Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary Patterns and Evolutionary Dynamics: Species, Niches and Adaptive Peaks.* McGraw-Hill, New York. [21]

Eldredge, N., and S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In T. J. M. Schopf (ed.), *Models in Paleobiology*, pp. 82–115. Freeman, Cooper and Co., San Francisco. [4, 16, 21]

Elena, S. F., and R. E. Lenski. 1997. Test of synergistic interactions among deleterious mutations in bacteria. *Nature* 390: 395–398. [17]

Elena, S. F., and R. E. Lenski. 2003. *Evolution* experiments with microorganisms: The dynamics and genetic bases of adaptation. *Nature Rev. Genetics* 4: 457–469. [8]

Ellstrand, N., and J. Antonovics. 1984. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. I. A test of the frequency-dependent selection hypothesis. *Evolution* 38: 103–115. [12]

Emlen, S. T. 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology*, third edition, pp. 301–337. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Emlen, S. T. 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Ecological Approach*, fourth edition, pp. 228–253. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Emmons, L. H. 1990. *Neotropical Rain Forest Mammals: A Field Guide.* University of Chicago Press, Chicago. [6]

Enard, W., M. Przeworski, S. E. Fisher, C. S. Lai, V. Wiebe, T. Kitano, A. P. Monaco, and S. Pääbo. 2002. Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language. *Nature* 418: 869–872. [8, 19]

Endler, J. A. 1973. Gene flow and population differentiation. *Science* 179: 243–250. [12]

Endler, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [15, 16]

Endler, J. A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata. Evolution* 34: 76–91. [11]

Endler, J. A. 1983. Testing causal hypotheses in the study of geographic variation. In J. Felsenstein (ed.), *Numerical Taxonomy*, pp. 424–443. Springer-Verlag, Berlin. [6]

Endler, J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [11, 12, 13]

Erwin, D. H. 1991. Metazoan phylogeny and the Cambrian radiation. *Trends Ecol. Evol.* 6: 131–134. [5]

Erwin, D. H. 1993. *The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Early Permian.* Columbia University Press, New York. [5, 7]

Erwin, D. H., and R. L. Anstey (eds.). 1995. *New Approaches to Speciation in the Fossil Record.* Columbia University Press, New York. [21]

Erwin, D. H., J. W. Valentine, and J. J. Sepkoski, Jr. 1987. A comparative study of diversification events: The early Paleozoic versus the Mesozoic. *Evolution* 41: 1177–1186. [7]

Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease.* Oxford University Press, Oxford. [18]

Eyre-Walker, A., and P. D. Keightley. 1999. High genomic deleterious mutation rates in hominids. *Nature* 397: 344–347. [8]

F

Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, fourth edition. Longman, Harlow, U.K. [13]

Farrell, B. D. 1998. "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? *Science* 281: 555–559. [18]

Farrell, B., D. Dussourd, and C. Mitter. 1991. Escalation of plant defenses: Do latex and resin canals spur plant diversification? *Am. Nat.* 138: 881–900. [7]

Feder, J. L. 1998. The apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*: Flies in the face of wisdom about speciation? In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 130–144. Oxford University Press, New York. [16]

Feder, J. L., C. A. Chilcote, and G. L. Bush. 1990. Geographic pattern of genetic differentiation between host-associated populations of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in the eastern United States and Canada. *Evolution* 44: 570–594. [16]

Feder, J. L., S. H. Berlocher, J. B. Roethele, H. Dambroski, J. J. Smith, W. L. Perry, V. Gavrilovic, K. E. Filchak, J. Rull, and M. Aluja. 2003. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 10314–10319. [16]

Fedigan, L. M. 1986. The changing role of women in models of human evolution. *Annu. Rev. Anthropol.* 15: 25–66. [4]

Feduccia, A. 1999. *The Origin and Evolution of Birds*, second edition. Yale University Press, New Haven, CT. [4, 21]

Felsenstein, J. 1976. The theoretical population genetics of variable selection and migration. *Annu. Rev. Genet.* 10: 253–280. [12]

Felsenstein, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* 35: 124–138. [16]

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1–15. [11]

Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies.* Sinauer Associates, Sunderland, MA. [2]

Fenner, F., and F. N. Ratcliffe. 1965. *Myxomatosis.* Cambridge University Press, Cambridge. [18]

Fenster, C. B., L. F. Galloway, and L. Chao. 1997. Epistasis and its consequences for the evolution of natural populations. *Trends Ecol. Evol.* 12: 282–286. [13]

Fernald, R. D. 2000. Evolution of eyes. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10: 444–450. [20]

ffrench-Constant, R. H., R. T. Roush, D. Mortlock, and G. P. Dively. 1990. Isolation of dieldrin resistance from field populations of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.* 83: 1733–1737. [8]

Field, J., B. Rosenthal, and J. Samuelson J. 2000. Early lateral transfer of genes encoding malic enzyme, acetyl-CoA synthetase and alcohol dehydrogenases from anaerobic

prokaryotes to *Entamoeba histolytica*. *Molec. Microbiol.* 38: 446–455. [19]

Fischer, C. S., M. Hout, M. S. Jankowski, S. R. Lucas, A. Swidler, and K. Voss. 1996. *Inequality by Design: Cracking the Bell Curve Myth*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [9]

Fisher, D. C. 1986. Progress in organismal design. In D. M. Raup and D. Jablonski (eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*, pp. 99–117. Springer-Verlag, Berlin. [21]

Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford. [12, 14]

Fisher, R. A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugenics* 11: 53–63. [17]

Flessa, K. W., and D. Jablonski. 1985. Declining Phanerozoic background extinction rates: Effect of taxonomic structure? *Nature* 313: 216–218. [7]

Foote, M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 129–152. [21]

Foote, M. 2000a. Origination and extinction components of diversity: general problems. In D. H. Erwin and S. L. Wing (eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*, pp. 74–102. *Paleobiology* 26 (4), supplement. [7]

Foote, M. 2000b. Origination and extinction components of taxonomic diversity: Paleozoic and post-Paleozoic dynamics. *Paleobiology* 26: 578–605. [7]

Fong, D. W., T. C. Kane, and J. C. Culver. 1995. Vestigialization and loss of nonfunctional characters. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 249–268. [13]

Force, A., M. Lynch, F. B. Pickett, A. Amores A., Yan, and J.Postlethwait. 1999. Preservation of duplicate genes by complementary, degenerative mutations. *Genetics* 151: 1531–1545. [19]

Ford, E. B. 1971. *Ecological Genetics*. Chapman & Hall, London. [9, 21]

Forrest, B., and P. R. Gross. 2002. *Creationism's Trojan Horse: The Wedge of Intelligent Design*. Oxford University Press, New York. [22]

Fowler, K., and L. Partridge. 1989. A cost of mating in female fruitflies. *Nature* 338: 760–761. [17]

Fowler, N. L., and D. A. Levin. 1984. Ecological constraints on the establishment of a novel polyploid in competition with its diploid progenitor. *Am. Nat.* 124: 703–711. [17]

Frank, S. A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 13–55. [17]

Frank, S. A. 1992. Models of plant-pathogen coevolution. *Trends Genet.* 8: 213–219. [18]

Frank, S. A. 1996. Models of parasite virulence. *Q. Rev. Biol.* 71: 37–78. [18]

Frank, S. A. 1997. Models of symbiosis. *Am. Nat.* 150: S80–S99. [14]

Frankham, R., J. D. Ballou, and D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge. [9]

Fraser, H. B., A. E. Hirsch, L. M. Steinmetz, C. Scharfe, and M. W. Feldman. 2002. Evolutionary rate in the protein interaction network. *Science* 296: 750–752. [19]

Fraser, S. (ed.). 1995. *The Bell Curve Wars: Race, Intelligence, and the Future of America*. Basic Books, New York. [9]

Fry, J. D. 2003. Multilocus models of sympatric speciation: Bush vs. Rice vs. Felsenstein. *Evolution* 57: 1735–1746. [16]

Fryer, G., and T. D. Iles. 1972. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. T. F. H. Publications, Neptune City, NJ. [3, 26]

Funk, D. J. 1998. Isolating a role for natural selection in speciation: host adaptation and sexual isolation in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles. *Evolution* 52: 1744–1759. [16]

Fürsich, F. T., and D. Jablonski. 1984. Lake Triassic naticid drillholes: Carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate. *Science* 224: 78–80. [7]

Futuyma, D. J. 1987. On the role of species in anagenesis. *Am. Nat.* 130: 465–473. [15, 21]

Futuyma, D. J. 1991. A new species of *Ophraella* Wilcox (Coleoptera: Chrysomelidae) from the southeastern United States. *J. New York Entomol. Soc.* 99: 643–653. [16]

Futuyma, D. J. 1995. *Science on Trial: The Case for Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [3, 4]

Futuyma, D. J. 2000. Some current approaches to the evolution of plant-herbivore interactions. *Plant Species Biol.* 15: 1–9. [22]

Futuyma, D. J. 2004. The fruit of the tree of life: Insights into evolution and ecology. In J. Cracraft and M. J. Donoghue (eds.), *Assembling the Tree of Life*, pp. 25–39. Oxford University Press, New York. [3]

Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 207–233. [21]

Futuyma, D. J., and M. Slatkin (eds.). 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [18]

Futuyma, D. J., M. C. Keese, and D. J. Funk. 1995. Genetic constraints on macroevolution: The evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution* 49: 797–809. [13]

G

Galindo, B. E., V. D. Vacquier, and W. J. Swanson. 2003. Positive selection in the egg receptor for abalone sperm lysin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 4639–4643. [15]

Galis, F. 1996. The application of functional morphology to evolutionary studies. *Trends Ecol. Evol.* 11: 124–129. [21]

Gao, F., E. Bailes, D. L. Robertson et al. 1999. Origin of HIV-1 in the chimpanzee *Pan troglodytes troglodytes*. *Nature* 397: 436–441. [1]

Gao, L. Z., and H. Innan. 2004. Very low gene duplication rate in the yeast genome. *Science* 306: 1367–1370. [19]

Gatesy, J., M. Milinkovitch, V. Waddell, and M. Stanhope. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyls taxa. *Syst. Biol.* 48: 6–20. [4]

Gavrilets, S. 2004. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [16]

Gavrilets, S., and A. Hastings. 1996. Founder effect speciation: A theoretical reassessment. *Am. Nat.* 147: 466–491. [16]

Gehring, W. J., and K. Ikeo. 1999. *Pax6* mastering eye morphogenesis and evolution. *Trends Genet.* 15: 371–377. [8]

Gentles, A. J., and S. Karlin. 1999. Why are human G-protein-coupled receptors predominantly intronless? *Trends Genet.* 15: 47–49. [19]

Ghiselin, M. T. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley. [11]

Ghiselin, M. T. 1995. Perspective: Darwin, progress, and economic principles. *Evolution* 49: 1029–1037. [21]

Gilad, Y., O. Man, S. Pääbo, and D. Lancet. 2003. Human-

specific loss of olfactory receptor genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 3324–3327. [19]

Gill, F. B. 1995. *Ornithology*, second edition. W. H. Freeman, New York. [11]

Gilles, A., and L. F. Randolph. 1951. Reduction in quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of 10 years. *Am. J. Bot.* 38: 12–16. [16]

Gingerich, P. D. 1993. Quantification and comparison of evolutionary rates. *Am. J. Sci.* 293A: 453–478. [4]

Gingerich, P. D. 2001. Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process. *Genetica* 112–113: 127–144. [4]

Gingerich, P. D. 2003. Land-to-sea transition of early whales: Evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *Paleobiology* 29: 429–454. [4]

Gingerich, P. D. , M. ul Haq, I. S. Zalmout, I. H. Khan, and M. S, Malkani. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: Hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293: 2239–2242. [4]

Giot., L. et al. 2003. A protein interaction map of *Drosophila melanogaster*. *Science* 302: 1727–1736. [19]

Gislason, D., M. M. Ferguson, S. Skúlason, and S. S. Snorasson. 1999. Rapid and coupled phenotypic differentiation in Icelandic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 2229–2234. [16]

Godfray, H. C. J. 1999. Parent–offspring conflict. In L. Keller (ed.), *Levels of Selection in Evolution*, pp. 100–120. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Goldblatt, P. 1979. Polyploidy in angiosperms: Monocotyledons. In W. H. Lewis (ed.), *Polyploidy: Biological Relevance*, pp. 219–239. Plenum, New York. [16]

Goldblatt, P. (ed.). 1993. *Biological Relationships Between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, CT. [6]

Goldschmidt, R. B. 1940. *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven, CT. [15, 21]

Goldstein, D. B., and K. E. Holsinger. 1992. Maintenance of polygenic variation in spatially structured populations: Roles for local mating and genetic redundancy. *Evolution* 46: 412–429. [13]

Goldstein, D. B., A. Ruiz-Linares, L. L. Cavalli-Sforza, and M. W. Feldman. 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6723–6727. [10]

Goliber, T., S. Kessler, J.-J. Chen, G. Bharathan, and N. Sinha. 1999. Genetic, molecular, and morphological analysis of compound leaf development. *Curr. Topics Dev. Biol.* 43: 260–290. [20]

Gompel, N., and S. B. Carroll. 2003. Genetic mechanisms and constraints governing the evolution of correlated traits in drosophilid flies. *Nature* 424: 931–935. [20]

Goodman, M., B. F. Koop, J. Czelusniak, D. H. A. Fitch, D. A. Tagle, and J. L. Slightom. 1989. Molecular phylogeny of the family of apes and humans. *Genome* 31: 316-335. [2]

Goodwin, D. 1986. *Crows of the World*. British Museum (Natural History), London. [15]

Gould, F. 1998. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 443: 701–726. [22]

Gould, F., N. Blair, M. Reid, T. L. Rennie, J. Lopez, and S. Micinski. 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: Stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 16581–16586. [22]

Gould, J. and C. G. Gould. 1989. *Sexual Selection*. Scientific American Library, New York. [14]

Gould, S. J. 1974. The origin and function of "bizarre" structures: Antler size and skull size in the "Irish elk," *Megaloceros giganteus*. *Evolution* 28: 191–220. [3]

Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [3, 20]

Gould, S. J. 1981. *The Mismeasure of Man*. Norton, New York. [9]

Gould, S. J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In R. Milkman (ed.), *Perspectives on Evolution*, pp. 83–104. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [11]

Gould, S. J. 1985. The paradox of the first tier: An agenda for paleo biology. *Paleobiology* 11: 2–12. [7]

Gould, S. J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W. W. Norton, New York. [5, 21]

Gould, S. J. 1999. *Rocks of Ages*. Ballantine, New York. [22]

Gould, S. J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. [16, 21]

Gould, S. J., and N. Eldredge. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366: 223–227. [4, 16]

Gould, S. J., and E. S. Vrba. 1982. Exaptation: A missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4–15. [11, 20]

Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* 144: 517–546. [14]

Grafen, A. 1991. Modelling in behavioural ecology. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology*, third edition, pp. 5–31. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Grant, B. S. 2002. Sour grapes of wrath. *Science* 297: 940–941. [12]

Grant, B. S., and L. L. Wiseman. 2002. Recent history of melanism in the American peppered moth. *J. Hered.* 93: 86–90. [12]

Grant, B. R., and P. R. Grant. 1989. *Evolutionary Dynamics of a Natural Population: The Large Cactus Finch of the Galápagos*. University of Chicago Press, Chicago. [13]

Grant, P. R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [9, 13, 11, 18]

Grant, V. 1966. The selective origin of incompatibility barriers in the plant genus *Gilia*. *Am. Nat.* 100: 99–118. [16]

Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York. [15, 16]

Grassé, P.-P. 1955. *Traité de Zoologie*, Tome XVII. Masson et Cie, Paris.

Graur, D., and W.-H. Li. 2000. *Fundamentals of Molecular Evolution*, second editon. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [10, 19]

Green, P. M., J. A. Naylor, and F. Giannelli. 1995. The hemophilias. *Adv. Genet.* 32: 99–139. [8]

Gregory, T. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biol. Rev.* 76: 65–101. [19]

Gregory, W. K. 1951. *Evolution Emerging*. Macmillan, New York. [21]

Grimaldi, D. A. 1987. Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bull. Am. Mus. Nat.*

Hist. 186: 103–268. [3]

Gross, M. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In G. W. Potts and R. J. Wootton (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, pp. 55–75. Academic Press, London. [17]

Gu, X., Y. Wang, and J. Gu. 2002. Age distribution of human gene families shows significant roles of both large- and small-scale duplications in vertebrate evolution. *Nature Genet.* 31: 205–209. [19]

Gupta, A. P., and R. C. Lewontin. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 36: 934–948. [9]

Guss, K. A., C. E. Nelson, A. Hudson, M. E. Kraus, and S. B. Carroll. 2001. Control of a genetic regulatory network by a selector gene. *Science* 292: 1164–1167. [20]

H

Haddrath, O., and A. J. Baker. 2001. Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 939–945. [6]

Hafner, M. S., J. W. Demastes, T. A. Spradling, and D. L. Reed. 2003. Cophylogeny between pocket gophers and chewing lice. In R. D. M. Page (ed.), *Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution*, pp. 195–220. University of Chicago Press, Chicago. [18]

Hahn, B. H., G. M. Shaw, K. M. De Cock, and P. M. Sharp. 2000. AIDS as a zoonosis: Scientific and public health implications. *Science* 287: 607–614. [22]

Haig, D. 1993. Genetic conflicts in human pregnancy. *Q. Rev. Biol.* 68: 495–532. [14]

Haig, D. 1997. Parental antagonism, relatedness asymmetries, and genomic imprinting. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 1657–1662. [14]

Haldane, J. B. S. 1932. *The Causes of Evolution*. Longmans, Green, New York. [12]

Hall, B. G. 1982. Evolution on a petri dish: The evolved β-galactosidase system as a model for studying acquisitive evolution in the laboratory. *Evol. Biol.* 15: 85–150. [8]

Hall, B. G. 2001. *Phylogenetic Trees Made Easy. A How-To Manual for Molecular Biologists*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [2]

Hall, E. R., and K. R. Kelson. 1959. *The Mammals of North America*. Ronald Press, New York. [20]

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior, I and II. *J. Theor. Biol.* 7: 1–52. [11, 14]

Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477–488. [17]

Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31: 295–311. [14]

Hamilton, W. D., and M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384–387. [14]

Hammer, M. F. 1995. A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature* 378: 376–378. [10]

Hanken, J. 1984. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 23: 55–75. [3]

Hansen, T. A. 1980. Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology* 6: 193–207. [21]

Hansen, T. F., and D. Houle. 2004. Evolvability, stabilizing selection, and the problem of stasis. In M. Pigliucci and K. Preston (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, pp 131–150. Oxford University Press, Oxford. [13]

Harland, S. C. 1936. The genetical conception of the species. *Biol. Rev.* 11: 83–112. [15]

Harris, H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. *Proc. R. Soc. Lond. B* 164: 298–310. [9]

Harris, H., and D. A. Hopkinson. 1972. Average heterozygosity in man. *J. Hum. Genet.* 36: 9–20. [9]

Harrison, R. G. 1979. Speciation in North American field crickets: Evidence from electrophoretic comparisons. *Evolution* 33: 1009–1023. [15]

Harrison, R. G. 1990. Hybrid zones: Windows on evolutionary process. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 69–128. Oxford University Press, New York. [15]

Harrison, R. G. (ed.). 1993. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, New York. [15]

Harrison, R. G. 1998. Linking evolutionary pattern and process: the relevance of species concepts for the study of speciation. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 19–31. Oxford University Press, New York. [15]

Hartl, D. L., and A. G. Clark. 1989. *Principles of Population Genetics*, second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [9, 10, 12, 13]

Hartl, D. L., and A. G. Clark. 1997. *Principles of Population Genetics*, third edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [9, 12]

Hartl, D. L., and E. W. Jones. 2001. *Genetics: Analysis of Genes and Genomes*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA. [8, 9]

Hartwell, L. H., L. Hood, M. L. Goldberg, A. E. Reynolds, L. M. Silver, and R. C. Veres. 2000. *Genetics: From Genes to Genomes*. McGraw-Hill Higher Education, Boston. [8]

Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford. [11]

Hausfater, G., and S. Hrdy (eds.). 1984. *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. Aldine Publishing Co., New York. [14]

Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. Oliver & Boyd, London. [6]

Hayman, P., J. Marchant, and T. Prater. 1986. *Shorebirds: An Identification Guide to the Waders of the World*. Houghton Mifflin, Boston, MA. [3]

Hedrick, P. W. 1986. Genetic polymorphisms in heterogeneous environments: A decade later. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 535–566. [12]

Hendry, A. P., and M. T. Kinnison. 1999. Perspective: The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53: 1637–1653. [4]

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana. [2]

Herre, E. A., N. Knowlton, U. G. Mueller, and S. A. Rehner. 1999. The evolution of mutualism: Exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol. Evol.* 14: 49–53. [18]

Herrera, C. M., and O. Pellmyr (eds.). 2002. *Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Malden, MA. [18]

Herrera, C. M., X. Cerdá, M. B. García, J. Guitán, M. Medrano, P. J. Rey and A. M. Sánche-Lafuente. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *J. Evol. Biol.* 15: 108–121. [13]

Herrnstein, R. J., and C. Murray. 1994. *The Bell Curve: Intelligence and Class Structure in American Life*. The Free Press, New York. [9]

Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. University of Chicago Press, Chicago. [6]

Hewitt, G. M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913. [6]

Hill, G. E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350: 337–339. [14]

Hill, W. G., and A. Caballero. 1992. Artificial selection experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 287–310. [13]

Hillis, D. M. 1988. Systematics of the *Rana pipiens* complex: Puzzle and paradigm. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 39–63. [16]

Hillis, D. M., J. J. Bull, M. E. White, M. R. Badgett, and I. J. Molineaux. 1992. Experimental phylogenetics: Generation of a known phylogeny. *Science* 255: 589–592. [2]

Hobbs, H. H., M. S. Brown, J. L. Goldstein, and D. W. Russell. 1986. Deletion of exon encoding cysteine-rich repeat of low density lipoprotein receptor alters its binding specificity in a subject with familial hypercholesterolemia. *J. Biol. Chem.* 261: 13114–13120. [8]

Höbel, G., and H. C. Gerhardt. 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution* 57: 894–904. [16]

Hofstadter, R. 1955. *Social Darwinism in American Thought*. Beacon Press, Boston, MA. [1, 22]

Holland, B. and W. R. Rice. 1998. Chase-away selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1–7. [14, 16]

Holland, B. and W. R. Rice. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5083–5088. [14]

Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1983. The evolution of communal nest-weaving in ants. *Am. Sci.* 71: 490–499. [11]

Holsinger, K. E. 1991. Inbreeding depression and the evolution of plant mating systems. *Trends Ecol. Evol.* 6: 307–308. [17]

Holt, R. D. 1996. Demographic constraints in evolution: Towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evol. Ecol.* 10: 1–11. [21]

Holt, R. D., and M. S. Gaines. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches. *Evol. Ecol.* 6: 433–447. [21]

Holt, S. B. 1955. Genetics of dermal ridges: Frequency distribution of total finger ridge count. *Ann. Hum. Genet.* 20: 270–281. [9]

Hooper, J. 2002. *Of Moths and Men: Intrigue, Tragedy and the Peppered Moth*. Fourth Estate, London. [12]

Horai, S., K. Hayasaka, R. Kondo, K. Tsugane, and N. Takahata. 1995. Recent African origin of humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 532–536. [10]

Hori, M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* 260: 216–219. [12]

Hougen-Eitzman, D., and M. D. Rausher. 1994. Interactions between herbivorous insects and plant-insect coevolution. *Am. Nat.* 143: 677–697. [18]

Houle, D. 1989. The maintenance of polygenic variation in finite populations. *Evolution* 43: 1767–1780. [13]

Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195–204. [13]

Houle, D., and A. S. Kondrashov. 2002. Coevolution of costly mate choice and condition-dependent display of good genes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 97–104. [14]

Houle, D., B. Morikawa, and M. Lynch. 1996. Comparing mutational variabilities. *Genetics* 143: 1467–1483. [13]

Howard, D. J. 1993. Reinforcement: Origin, dynamics, and fate of an evolutionary hypothesis. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 46–69. Oxford University Press, New York. [16]

Howard, D. J. 1999. Conspecific sperm and pollen precedence and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 109–132. [15]

Howard, D. J., and S. H. Berlocher (eds.). 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, New York. [15]

Howell, F. C. 1978. Hominidae. In V. J. Maglio and H. B. S. Cooke (eds.), *Evolution of African Mammals*, pp. 154–248. Harvard University Press, Cambridge, MA. [4]

Hubbard, L., P. McSteen, J. Doebley, and S. Hake. 2002. Expression patterns and mutant phenotype of *teosinte branched1* correlate with growth suppression in maize and teosinte. *Genetics* 162: 1927–1935. [20]

Hudson, R. R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. In D. J. Futuyma and J. Antonovics (eds.), *Oxford Surv. Evol. Biol.*, pp. 1–44. Oxford University Press, New York. [10]

Huelsenbeck, J. P., F. Ronquist, R. Nielsen, and J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310–2314. [2]

Hull, D. L. 1988. *Science as a Process*. University of Chicago Press, Chicago. [22]

Humphries, C. J., and L. R. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford. [6]

Hurst, G. D. D., and J. H. Werren. 2001. The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. *Nature Rev. Genet.* 2: 597–606. [11]

Hurst, L. D., A. Atlan, and B. D. Bengtsson. 1996. Genetic conflicts. *Q. Rev. Biol.* 7: 317–364. [14]

Husband, B. C. 2000. Constraints on polyploid evolution: A test of the minority cytotype exclusion principle. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 217–223. [16]

Hutchinson, J. 1969. *Evolution and Phylogeny of Flowering Plants*. Academic Press, New York. [3]

I

Ingman, M., H. Kaessmann, S. Pääbo, and U. Gyllensten. 2000. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 408: 708–713. [6, 10]

International Human Genome Sequencing Consortium. 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409: 860–921. [3, 8, 19]

Ioerger, T. R., A. G. Clark, and T.-H. Kao. 1990. Polymorphism at the self-incompatibility locus in Solanaceae predates speciation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 9732–9735. [12]

J

Jablonski, D. 1995. Extinctions in the fossil record. In J. H. Lawton and R. M. May (eds.), *Extinction Rates*, pp. 25–44. Oxford University Press, Oxford. [7]

Jablonski, D. 2002. Survival without recovery after mass extinctions. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99: 8139–8144. [7]

Jablonski, D., and D. J. Bottjer. 1990. Onshore-offshore trends in marine invertebrate evolution. In R. M. Ross and W. D. Allmon (eds.), *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*, pp 21–75. University of Chicago Press, Chicago. [7]

Jablonski, D., and R. A. Lutz. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: Paleobiological implications. *Biol. Rev.* 58: 21–89. [21]

Jablonski, D., and K. Roy. 2003. Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 401–406. [7]

Jablonski, D., S. J. Gould, and D. M. Raup. 1986. The nature of the fossil record: A biological perspective. In D. M. Raup and D. Jablonski (eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*, pp. 7–22. Springer-Verlag, Berlin. [4]

Jablonski, D., D. H. Erwin, and J. H. Lipps (eds.). 1996. *Evolutionary Paleobiology: Essays in Honor of James W. Valentine*. University of Chicago Press, Chicago. [4]

Jackson, J. B. C. 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their biogeographic significance. *Am. Nat.* 104: 541–560. [7]

Jacob, F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161–1166. [20]

Jain, S. K., and D. R. Marshall. 1967. Population studies on predominantly self-pollinating species. X. Variation in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Am. Nat.* 101: 19–33. [9]

Janis, C. M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 467–500. [7]

Jansson, R., and M. Dynesius. 2002. The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 741–777. [21]

Jarne, P., and D. Charlesworth. 1993. The evolution of the selfing rate in functionally hermaphroditic plants and animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 441–466. [17]

Jarvik, E. 1955. The oldest tetrapods and their forerunners. *Sci. Monthly* 80: 141–154. [4]

Jarvik, E. 1980. *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. Academic Press, London. [4]

Jensen, A. R. 1973. *Educability and Group Differences*. Harper & Row, New York. [9]

Johnstone, R. A. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: Reviewing the evidence. *Biol. Rev.* 70: 1–65. [14]

Johnstone, R. A., and K. Norris. 1993. Badges of status and the cost of aggression. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 127–134. [14]

Jokela, J., and C. M. Lively. 1995. Parasites, sex, and early reproduction in a mixed population of freshwater snails. *Evolution* 49: 1268–1271. [17]

Jones, I. L., and F. M. Hunter. 1999. Experimental evidence for mutual inter- and intrasexual selection favouring a crested auklet ornament. *Animal Behaviour* 57: 521–528. [14]

Jones, R., and D. C. Culver. 1989. Evidence for selection on sensory structures in a cave population of *Gammarus minus* Say (Amphipoda). *Evolution* 43: 688–693. [13]

Jones, S., R. Martin, and D. Pilbeam (eds.). 1992. *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. [4]

Jones, T. M., R. J. Quinnell, and A. Balmford. 1998. Fisherian flies: Benefits of female choice in a lekking sandfly. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1651–1657. [14]

Jordan, D. S., and B. W. Evermann. 1973. *The Shore Fishes of Hawaii*. Charles E. Tuttle, Rutland, VT. [3]

Jorde, L. B., M. Bamshad, and A. R. Rogers. 1998. Using mitochondrial and nuclear DNA markers to reconstruct human evolution. *BioEssays* 20: 126–136. [6]

Joron, M., and J. L. B. Mallet. 1998. Diversity in mimicry: Paradox or paradigm? *Trends Ecol. Evol.* 13: 461–466. [8, 18]

Joy, D. A., X.-R. Feng, J.-B. Mu, T. Furuya, K. Chotinavich, A. U. Krettli, M. Ho, A. Wang, N. J. White, E. Suh, P. Beerli, and X.-Z. Su. 2003. Early origin and recent expansion of *Plasmodium falciparum*. *Science* 300: 318–321. [12]

K

Kareiva, P. M., J. G. Kingsolver, and R. B. Huey (eds.). 1993. *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [5, 7]

Karn, M. N., and L. S. Penrose. 1951. Birth weight and gestation time in relation to maternal age, parity, and infant survival. *Ann. Eugenics* 16: 147–164. [13]

Kasahara, M. 1997. New insights into the genome organization and origin of the major histocompatibility complex: role of chromosomal (genome) duplication and emergence of the adaptive immune system. *Hereditas* 127: 59–66. [19]

Katakura, H., and T. Hosogai. 1994. Performance of hybrid ladybird beetles (*Epilachna*) on the host plants of parental species. *Entomol. Exp. Appl.* 71: 81–85. [15]

Kaufman, T. C., M. A. Seeger, and G. Olsen. 1990. Molecular and genetic organization of the Antennapedia gene complex of *Drosophila melanogaster*. *Adv. Genet.* 27: 309–362. [20]

Kawecki, T. J. 2000. The evolution of genetic canalization under fluctuating selection. *Evolution* 54: 1–12. [13]

Kazazian, H. H., Jr. 2004. Mobile elements: Drivers of genome evolution. *Science* 303: 1626–1632. [8]

Kearsey, M. J., and B. W. Barnes. 1970. Variation for metrical characters in *Drosophila* populations. II. Natural selection. *Heredity* 25: 11–21. [13]

Keller, L. (ed.) 1993. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press, Oxford. [14]

Keller, L. (ed.) 1999. *Levels of Selection in Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Keller, L., and H. K. Reeve. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends Ecol. Evol.* 9: 98–102. [14]

Keller, L., and H. K. Reeve. 1999. Dynamics of conflicts

within insect societies. In L. Keller (ed.), *Levels of Selection in Evolution*, pp. 153–175. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Kemp, T. S. 1982. *Mammal-like Reptiles and the Origin of Mammals*. Academic Press, London. [4]

Kenrick, P., and P. R. Crane. 1997a. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33–39. [5]

Kenrick, P., and P. R. Crane. 1997b. *The Origin and Early Diversification of Land Plants*. Smithsonian Institution Press, Washington. [5]

Kidston, R., and W. H. Lang. 1921. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire, Part IV. Restorations of the vascular cryptogams, and discussion of their bearing on the general morphology of Pteridophyta and the origin of the organization of land plants. *Trans. R. Soc. Edinburgh* 32: 477–487. [5]

Kimura, M. 1955. Solution of a process of random genetic drift with a continuous model. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 41: 144–150. [10]

Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624–626. [10]

Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. [10]

King, J. L., and T. H. Jukes. 1969. Non-Darwinian evolution. *Science* 164: 788–798. [10]

King, M. 1993. *Species Evolution: The Role of Chromosome Change*. Cambridge University Press, Cambridge. [15]

King, M.-C., and A. C. Wilson. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188: 107–116. [19]

Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gilbert, and P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am. Nat.* 157: 245–261. [13]

Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 3: 1–12. [14]

Kirkpatrick, M., and N. H. Barton. 1997. The strength of indirect selection on female mating preferences. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94: 1282–1286. [14]

Kirkpatrick, M., and M. R. Servedio. 1999. The reinforcement of mating preferences on an island. *Genetics* 151: 865–884. [16]

Kitcher, P. 1985. *Vaulting Ambition*. MIT Press, Cambridge, MA. [14]

Klein, J., and N. Takahata. 2002. *Where Do We Come From? The Molecular Evidence for Human Descent*. Springer-Verlag, Berlin. [6]

Klein, R. G. 2003. Whither the Neanderthals? *Science* 2999: 1525–1527. [6]

Klicka, J., and R. M. Zink. 1997.The importance of recent ice ages in speciation: A failed paradigm. *Science* 277: 1666–1669 [16]

Kliman, R. M., P. Andolfatto, J. A. Coyne, F. Depaulis, M. Kreitman, A. J. Berry, M. McCarter, J. Wakeley, and J. Hey. 2000. The population genetics of the origin and divergence of the *Drosophila simulans* complex species. *Genetics* 156: 1913–1931. [16]

Knoll, A. H. 2003. *Life on a Young Planet*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [5]

Knoll, A. H., and R. K. Bambach. 2000. Directionality in the history of life: Diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? In D. H. Erwin and S. L. Wing (eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*, pp. 1–14. The Paleontological Society, Allen Press, Lawrence, Kan. [21]

Knoll, A. H., and S. B. Carroll. 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science* 284: 2129–2137. [5]

Knowlton, N., L. A. Weigt, L. A. Solórzano, D. K. Mills, and E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science* 260: 1629–1632. [16]

Koehn, R. K., and J. J. Hilbish. 1987. The adaptive importance of genetic variation. *Am. Sci.* 75: 134–141. [12]

Kokko, H., R. Brooks, J. M. McNamara, and A. Houston. 2002. The sexual selection continuum. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1331–1340. [14]

Kondrashov, A. S. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* 336: 435–441. [17]

Kondrashov, A. S. 1993. Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *J. Hered.* 84: 372–387. [17]

Kondrashov, A. S., and F. A. Kondrashov. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature* 400: 351–354. [16]

Kopp, A., I. Duncan, and S. B. Carroll. 2000. Genetic control and evolution of sexually dimorphic characters in *Drosophila*. *Nature* 408: 553–559. [20]

Kopp, A., R. M. Graze, S. Xu, S. B. Carroll, and S. V. Nuzhdin. 2003. Quantitative trait loci responsible for variation in sexually dimorphic traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 163: 771–787. [20]

Korber, B., M. Muldoon, J. Theiler, F. Gao, R. Gupta, A. Lapedes, B. H. Hahn, S. Wolinksy, and T. Bhattacharya. 2000. Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science* 288: 1789–1796. [1, 22]

Kornegay, J. R., J. W. Schilling, and A. C. Wilson. 1994. Molecular adaptation of a leaf-eating bird: Stomach lysozyme of the hoatzin. *Mol. Biol. Evol.* 11: 921–928. [19]

Kornfield, I., and P. F. Smith. 2000. African cichlid fishes: Model systems for evolutionary biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 163–196. [3]

Kotiaho, J. S., L. W. Simmons, and J. L. Tomkins. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature* 410: 684–686. [14]

Koufopanou, V., and G. Bell. 1991. Developmental mutants of *Volvox*: Does mutation recreate patterns of phylogenetic diversity? *Evolution* 45: 1806–1822. [8]

Kreitman, M. 1983. Nucleotide polymorphism at the alcohol dehydrogenase locus of *Drosophila melanogaster*. *Nature* 304: 412–417. [9]

Kreitman, M., and R. R. Hudson. 1991. Inferring the evolutionary histories of the *Adh* and *Adh-dup* loci in *Drosophila melanogaster* from patterns of polymorphism and divergence. *Genetics* 127: 565–582. [12]

Kurtèn, B. 1963. Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol.* 26: 1–12. [20]

L

Labandeira, C. C. 2002. The history of associations between plants and animals. In C. M. Herrera and O. Pellmyr (eds.), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*, pp. 26–74. Blackwell Science, London. [18]

Labandeira, C. C., and J. J. Sepkoski Jr. 1993. Insect diversity

in the fossil record. *Science* 261: 310–315. [7]

Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers.* Oxford University Press, Oxford. [17]

Lai, C., R. F. Lyman, A. D. Long, C. H. Langley, and T. F. C. Mackay. 1994. Naturally occurring variation in bristle number and DNA polymorphisms at the *scabrous* locus of *Drosophila melanogaster*. *Science* 266: 1697–1702. [13, 20]

Lande, R. 1976a. The maintenance of genetic variability by mutation in a polygenic character with linked loci. *Genet. Res.* 26: 221–235. [13]

Lande, R. 1976b. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314–334. [13]

Lande, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosome rearrangement. *Evolution* 33: 234–251. [8]

Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34: 292–305. [13]

Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 3721–3725. [14, 16]

Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* 36: 213–223. [16]

Lande, R., and S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210–1226. [11, 13]

Lande, R., and D. W. Schemske. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24–40. [17]

Langley, C. H., and W. M. Fitch. 1974. An examination of the constancy of the rate of molecular evolution. *J. Mol. Evol.* 3: 161–177. [2]

Latham, R. E., and R. E. Ricklefs. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, pp. 294–314. University of Chicago Press, Chicago. [6]

Lauder, G. V. 1981. Form and function: Structural analysis in evolutionary morphology. *Paleobiology* 7: 430–442. [3]

Law, R., A. D. Bradshaw, and P. D. Putwain. 1979. The cost of reproduction in annual meadow grass. *Am. Nat.* 113: 3–16. [17]

Lawton, J. H., and R. M. May (eds.). 1995. *Extinction Rates.* Oxford University Press, Oxford. [7]

Lederberg, J., and E. M. Lederberg. 1952. Replica plating and indirect selection of bacterial mutants. *J. Bacteriol.* 63: 399–406. [8]

Lee, D. W., and J. H. Richards. 1991. Heteroblastic development in vines. In F. E. Putz and H. A. Mooney (eds.), *The Biology of Vines*, pp. 205–243. Cambridge University Press, Cambridge. [11]

Lee, M. S. Y., and R. Shine. 1998. Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution* 52: 1441–1450. [21]

Lee, M. S. Y., T. W. Reeder, J. B. Slowinski, and R. Lawson. 2004. Resolving reptile relationships: Molecular and morphological markers. In J. Cracraft and M. J. Donoghue (eds.), *Assembling the Tree of Life*, pp. 451–467. Oxford University Press, New York. [5]

Leigh, E. G. Jr. 1973. The evolution of mutation rates. *Genetics* Suppl. 73: 1–18. [17]

Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* 17: 183–189. [12]

Lessios, H. A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the Isthmus of Panama. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 186–201. Oxford University Press, Oxford. [6]

Levin, B. R., and R. E. Michod. (eds.). 1988. *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [17]

Levin, D. A. 1979. The nature of plant species. *Science* 204: 381–384. [15]

Levin, D. A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat.* 122: 1–25. [16]

Levin, D. A. 1984. Immigration in plants: An exercise in the subjunctive. In R. Dirzo and J. Sarukhán (eds.), *Perspectives on Plant Population Ecology*, pp. 242–260. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [9]

Levinton, J. S. 2001. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*, second edition. Cambridge University Press, Cambridge. [4, 21]

Lewin, B. 1985. *Genes II.* Wiley, New York. [8]

Lewin, R. *Human Evolution: An Illustrated Introduction.* Blackwell Publishing, Oxford. [4]

Lewontin, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change.* Columbia University Press, New York. [9]

Lewontin, R. C. 2000. *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment.* Harvard University Press, Cambridge, MA. [21]

Lewontin, R. C., and J. L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 595–609. [9, 10]

Lewontin, R. C., S. Rose, and L. Kamin. 1984. *Not in Our Genes: Biology, Ideology, and Human Nature.* Pantheon, New York. [9]

Li, W.-H. 1997. *Molecular Evolution.* Sinauer Associates, Sunderland, MA. [2, 8, 10]

Li, W.-H., and D. Graur. 1991. *Fundamentals of Molecular Evolution.* Sinauer Associates, Sunderland, MA. [2, 8]

Lieberman, B. S. 2003. Paleobiogeography: The relevance of fossils to biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 51–69. [6]

Liou, L. W., and T. D. Price. 1994. Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution* 48: 1451–1459. [16]

Lipps, J. H., and P. W. Signor III. 1992. *Origin and Early Evolution of the Metazoa.* Plenum, New York. [5]

Lively, C. M., and M. F. Dybdahl. 2000. Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature* 405: 679–681. [17]

Lloyd, D. G. 1992. Evolutionarily stable strategies of reproduction in plants: Who benefits and how? In R. Wyatt (ed.), *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*, pp. 137–168. Chapman & Hall, New York. [17]

Locascio, A., M. Manzanares, M. J. Blanco, and M. A. Nieto. 2002. Modularity and reshuffling of *snail* and *slug* expression during vertebrate evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 16841–16846. [20]

Long, A. D., S. L. Mullaney, L. A. Reid, J. D. Fry, C. H. Langley, and T. F. C. Mackay. 1995. High resolution mapping of genetic factors affecting abdominal bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 139: 1273–1291. [13]

Long, A. D., R. F. Lyman, C. H. Langley, and T. F. C. Mackay. 1998. Two sites in the *Delta* gene region contribute to naturally occurring variation in bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 149: 999–1017. [20]

Long, A. D., R. F. Lyman, A. H. Morgan, C. H. Langley, and T. F. C. Mackay. 2000. Both naturally occurring inserts of transposable elements and intermediate frequency polymorphisms at the *achaete-scute* complex are associated with variation in bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 154: 1255–1269. [20]

Long, M., S. J. de Souza, C. Rosenberg, and W. Gilbert. 1996. Exon shuffling and the origin of the mitochondrial targeting function in plant cytochrome c1 precursor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 7727–7731. [19]

Long, M., E. Betran, K. Thornton, and W. Wang. 2003a. The origin of new genes: Glimpses of the young and old. *Nature Rev. Genet.* 4: 865–875. [19]

Long, M., M. Deutsch, W. Wang, E. Betran, F. G. Brunet, and J. Zhang. 2003b. Origin of new genes: Evidence from experimental and computational analyses. *Genetica* 118: 171–182. [19]

López, M. A., and C. López-Fanjul. 1993. Spontaneous mutation for a quantitative trait in *Drosophila melanogaster*. I. Response to artificial selection. *Genet. Res.* 61: 107–116. [13]

Losos, J. B. 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 558–569. [6]

Losos, J. B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Syst. Biol.* 41: 403–420. [6, 18]

Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz, and L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115–2118. [6, 18]

Lovejoy, C. O. 1981. The origins of man. *Science* 211: 341–350. [4]

Lucas, S. G. 1994. *Dinosaurs: The Textbook*. Wm. C. Brown, Dubuque, IA. [5]

Ludwig, M. Z. and M. Kreitman. 1995. Evolutionary dynamics of the enhancer region of *even-skipped* in *Drosophila*. *Mol. Biol. Evol.* 12: 1002–1011. [20]

Ludwig, M. Z., N. H. Patel, and M. Kreitman. 1998. Functional analysis of *eve stripe 2* enhancer evolution in *Drosophila*: Rules governing conservation and change. *Development* 125: 949–958. [20]

Ludwig, M. Z., C. Bergman, N. H. Patel, and M. Kreitman. 2000. Evidence for stabilizing selection in a eukaryotic enhancer element. *Nature* 403: 564–567. [20]

Luo, D., R. Carpenter, C. Vincent, L. Copsey, and E. Coen. 1996. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature* 383: 794-799. [21]

Luo, Z.-X., A. W. Crompton, and A.-L. Sun. 2001. A new mammaliaform from the early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science* 292: 1535–1540. [4]

Lupia, R., S. Lidgard, and P. R. Crane. 1999. Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation. *Paleobiology* 25: 305–340. [7]

Lyman, R. F., F. Lawrence, S. V. Nuzhdin and T. F. C. Mackay. 1996. Effects of single P-element insertions on bristle number and viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 143: 277–292. [8]

Lynch, M. 1988. The rate of polygenic mutation. *Genet. Res.* 51: 137–148. [8, 13]

Lynch, M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *Am. Nat.* 136: 727–741. [13]

Lynch, M., and J. S. Conery. 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* 290: 1151–1155. [19]

Lynch, M., and J. S. Conery. 2003. The origins of genome complexity. *Science* 302: 1401–1404. [19]

Lynch, M., and R. Lande. 1993. Evolution and extinction in response to environmental change. In P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver, and R. B. Huey (eds.), *Biotic Interactions and Global Change*, pp. 234–250. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [7, 17]

Lynch, M., and J. B. Walsh. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [9, 13]

Lynch, M., R. Bürger, D. Butcher, and W. Gabriel. 1993. The mutational meltdown in an asexual population. *J. Hered.* 84: 339–344. [17]

Lynch, M., J. Blanchard, D. Houle, T. Kibota, S. Schultz, L. Vassilieva, and J. Willis. 1999. Perspective: Spontaneous deleterious mutation. *Evolution* 53: 645–663. [8]

Lyon, B. E., J. M. Eadie, and L. D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. *Nature* 371: 240–243. [14]

M

Ma, H. and C. dePamphilis. 2000. The ABCs of floral evolution. *Cell* 101: 5–8. [20]

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [6]

MacFadden, B. J. 1986. Fossil horses from "Eohippus" (*Hyracotherium*) to *Equus*: Scaling, Cope's law, and the evolution of body size. *Paleobiology* 12: 355–369. [4, 21]

Mackay, T. F. C. 2001. The genetic architecture of quantitative traits. *Annu. Rev. Genet.* 35: 303–339. [13]

Mackay, T. F. C., R. F. Lyman, aand M. S. Jackson. 1992. Effects of P-element insertion on quantitative traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 130: 315–332. [8, 13]

Mackay, T. F. C., J. D. Fry, R. F. Lyman, and S. V. Nuzhdin. 1994. Polygenic mutation in *Drosophila melanogaster*: Estimates from response to selection in inbred strains. *Genetics* 136: 937–951. [13]

MacLeod, N. 1996. K/T redux. *Paleobiology* 22: 311–317. [7]

Macnair, M. R. 1981. Tolerance of higher plants to toxic materials. In J. A. Bishop and L. M. Cook (eds.), *Genetic Consequences of Man Made Change*, pp. 177–207. Academic Press, New York. [13]

Macnair, M. R., and P. Christie. 1983. Reproductive isolation as a pleiotropic effect of copper tolerance in *Mimulus guttatus*. *Heredity* 50: 295–302. [16]

Maddison, W. 1995. Phylogenetic histories within and among species. In P. C. Hoch and A. G. Stevenson (eds.), *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*, pp. 273–287. Monographs in Systematic Botany, 53. Missouri Botanical Garden, St. Louis. [2]

Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 1992. *MacClade*, Version 3.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [2]

Madsen, O., M. Scally, C. J. Douady, D. J. Kao, R. W. DeBry, R. Adkins, H. M. Amrine, M. J. Stanhope, W. W. de Jong, and M. S. Springer. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610–614. [5]

Madsen, T., B. Stille, and R. Shine. 1995. Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. *Biol. Conserv.* 75: 113–118. [9]

Madsen, T., R. Shine, M. Olsson, and H. Wittzell. 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34–35. [9]

Majerus, M. E. N. 1998. *Melanism: Evolution in Action*. Oxford University Press, Oxford. [12]

Makova, K. D., and W.-H. Li. 2002. Strong male-driven evolution of DNA sequences in humans and apes. *Nature* 416: 624–626. [8]

Mallet, J., and N. Barton. 1989. Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution* 43: 421–431. [12]

Mallet, J., and M. Joron. 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 201–233. [3, 8, 18]

Malmgren, B. A., W. A. Berggren, and G. P. Lohmann. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic Foraminifera. *Paleobiology* 9: 377–389. [4]

Margulis, L. 1993. *Symbiosis in Cell Evolution*. Second edition. W. H. Freeman, San Francisco. [5]

Martin, P. S., and R. G. Klein (eds.). 1984. *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. University of Arizona, Tucson. [5]

Martínez Wells, M., and C. S. Henry. 1992a. Behavioural responses of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*) to synthetic mating songs. *Anim. Behav.* 44: 641–652. [15]

Martínez Wells, M., and C. S. Henry. 1992b. The role of courtship songs in reproductive isolation among populations of green lacewings of the genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). *Evolution* 46: 31–43. [15]

Mather, K. 1949. *Biometrical Genetics: The Study of Continuous Variation*. Methuen, London. [8]

Matton, D. P., N. Nass, A. G. Clark, and E. Newbigin. 1994. Self-incompatibility: How plants avoid illegitimate offspring. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 1992–1997. [17]

May, R. M., and R. M. Anderson. 1983. Parasite-host coevolution. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, pp. 186–206. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [18]

Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge. [17]

Maynard Smith, J. 1980. Selection for recombination in a polygenic model. *Genet. Res.* 35: 269–277. [17]

Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge. [14]

Maynard Smith, J. 1988. The evolution of recombination. In B. R. Levin and R. E. Michod (eds.), *The Evolution of Sex*, pp. 106–125. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [17]

Maynard Smith, J., and E. Szathmáry. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. W. H. Freeman, San Francisco. [5, 14, 21]

Maynard Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, et al. 1985. Developmental constraints and evolution. *Q. Rev. Biol.* 60: 265–287. [20]

Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York. [1, 15, 21]

Mayr, E. 1954. Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford (eds.), *Evolution as a Process*, pp. 157–180. Allen and Unwin, London. [4, 16]

Mayr, E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. In S. Tax (ed.), *The Evolution of Life*, pp. 157–180. University of Chicago Press, Chicago. [21]

Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [9, 15, 16]

Mayr, E. 1982a. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [1]

Mayr, E. 1982b. Processes of speciation in animals. In C. Barigozzi (ed.), *Mechanisms of Speciation*, pp. 1–19. Alan R. Liss, New York. [16]

Mayr, E. 1988a. Cause and effect in biology. In E. Mayr (ed.), *Toward a New Philosophy of Biology*, pp. 24–37. Harvard University Press, Cambridge, MA. [11]

Mayr, E. 1988b. The probability of extraterrestrial intelligent life. In E. Mayr (ed.), *Toward a New Philosophy of Biology*, pp. 67–74. Harvard University Press, Cambridge, MA. [21]

Mayr, E. 2004. *What Makes Biology Unique? Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline*. Cambridge University Press, Cambridge.

Mayr, E., and W. B. Provine (eds.). 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [1]

McCarty, D. R., and J. Chory. 2000. Conservation and innovation in plant signaling pathways. *Cell* 103: 201–209. [20]

McCauley, D. E. 1993. Evolution in metapopulations with frequent local extinction and recolonization. In D. J. Futuyma and J. Antonovics (eds.), *Oxford Surv. Evol. Biol.*, pp. 109–134. Oxford University Press, Oxford. [9]

McClearn, G. E., B. Johansson, S. Berg, N. L. Pedersen, F. Ahern, S. A. Petrill, and R. Plomin. 1997. Substantial genetic influence on cognitive abilities in twins 80 or more years old. *Science* 276: 1560–1563. [9]

McClintock, W. J., and G. W. Uetz. 1996. Female choice and pre-existing bias: visual cues during courtship in two *Schizocosa* wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour* 52: 167–181. [14]

McCommas, S. A., and E. H. Bryant. 1990. Loss of electrophoretic variation in serially bottlenecked populations. *Heredity* 64: 315–321. [10]

McCune, A. R., and N. J. Lovejoy. 1998. The relative rate of sympatric and allopatric speciation in fishes: tests using DNA sequence divergence between sister species and among clades. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.) *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 172–185. Oxford University Press, New York. [15, 16]

McDonald, J. H., and M. Kreitman. 1991. Adaptive protein evolution at the *Adh* locus in *Drosophila*. *Nature* 351: 652–654. [10]

McGinnis, W., and R. Krumlauf. 1992. Homeobox genes anc axial patterning. *Cell* 68: 283–302. [20]

McGrath, C. L., and L. A. Katz. 2004. Genome diversity in microbial eukaryotes. *Trends Ecol. Evol.* 19: 32–38. [5]

McKaye, K. R., T. Kocher, P. Reinthal, R. Harrison, and I. Kornfield. 1984. Genetic evidence for allopatric and

sympatric differentiation among color morphs of a Lake Malawi cichlid fish. *Evolution* 38: 215–219. [16]

McKenzie, J. A., and G. M. Clarke. 1988. Diazinon resistance, fluctuating asymmetry and fitness in the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina*. *Genetics* 120: 213–220. [13]

McKinney, M. L., and K. J. McNamara. 1991. *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Plenum, New York. [3]

McNamara, K. J. 1997. *Shapes of Time*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. [3]

McNeilly, T., and J. Antonovics. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23: 205–218. [16]

McShea, D. W. 1991. Complexity and evolution: What everybody knows. *Biol. Phil.* 6: 303–324. [21]

McShea, D. W. 1993. Evolutionary change in the morphological complexity of the mammalian vertebral column. *Evolution* 47: 730–740. [21]

McShea, D. W. 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution* 48: 1747–1763. [21]

McShea, D. W. 1998. Possible largest-scale trends in organismal evolution: eight "live hypotheses." *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 293–318. [21]

McShea, D. W. 2001. The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum. *Paleobiology* 27: 405–423. [21]

Meagher, T. R., and D. Futuyma. 2001. Evolution, science, and society. *Am. Nat.* 158: 1–46. [1]

Medawar, P. B. 1952. *An Unsolved Problem of Biology*. H. K. Lewis, London. [17]

Meffert, L. M., and E. H. Bryant. 1991. Mating propensity and courtship behavior in serially bottlenecked lines of the housefly. *Evolution* 45: 293–306. [16]

Mehdiabadi, N. J., H. K. Reeve, and U. G. Mueller. 2003. Queens versus workers: sex-ratio conflict in eusocial Hymenoptera. *Trends Ecol. Evol.* 18: 88–93. [14]

Messier, W., and C.-B. Stewart. 1997. Episodic adaptive evolution of primate lysozymes. *Nature* 385: 151–154. [19]

Metcalf, R. L., and W. H. Luckmann (eds.). 1994. *Introduction to Insect Pest Management*, third edition. Wiley, New York. [12]

Meyer, A., and R. Zardoya. 2003. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 311–338. [2]

Michod, R. E. 1982. The theory of kin selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 23–55. [14]

Michod, R. E. 1997. *Evolution* of the individual. *Am. Nat.* 150: S5–S21. [14]

Milá, B., D. J. Girman, M. Kimura, and T. B. Smith. 2000. Genetic evidence for the effect of a postglacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1033–1040. [9]

Millais, J. G. 1897. *British Deer and Their Horns*. Henry Sotheran and Co., London. [3]

Miller, M. P. and S. Kumar. 2001. Understanding human disease mutations through the use of interspecific genetic variation. *Hum. Molec. Genet.* 21: 2319–2328. [22]

Miller, S. L. 1953. Production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117: 528–529. [5]

Mindell, D. F., and C. E. Thacker. 1996. Rates of molecular evolution: phylogenetic issues and applications. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 279–303. [2]

Mitchell-Olds, T. 1995. The molecular basis of quantitative genetic variation in natural populations. *Trends Ecol. Evol.* 10: 324–328. [12]

Mitter, C., B. Farrell, and B. Wiegmann. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: Has phytophagy promoted insect diversification? *Am. Nat.* 132: 107–128. [7, 21]

Mitra, S., H. Landel, and S. Pruett-Jones. 1996. Species richness covaries with mating systems in birds. *Auk* 113: 544–551. [16]

Mitton, J. B., and M. C. Grant. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479–499. [12]

Mochizuki, A., Y. Takeda, and Y. Iwasa. 1996. The evolution of genomic imprinting. *Genetics* 144: 1283–1295. [14]

Mock, D. W. 1984. Infanticide, siblicide,and avian nestlingt mortality. In G. Hausfater and S. B. Hrdy (eds.), *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*, pp. 3–30. Aldine, New York. [14]

Moczek, A. P., J. Hunt, D. J. Emlen, and L. W. Simmons. 2002. Threshold evolution in exotic populations of a polyphenic beetle. *Evol. Ecol. Res.* 4: 587–601. [20]

Møller, A. P., and R. V. Alatalo. 1999. Good-genes effects in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 85–91. [14]

Møller, A. P., and J. J. Cuervo. 1998. Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution* 52: 859–869. [16]

Montgomery, S. L. 1982. Biogeography of the moth genus *Eupithecia* in Oceania and the evolution of ambush predation in Hawaiian caterpillars (Lepidoptera: Geometridae). *Entomologia Generalis* 8: 27–34. [7]

Moore, F. B. G., D. E. Rozen, and R. E. Lenski. 2000. Pervasive compensatory adaptation in *Escherichia coli*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 515–522. [8]

Moore, R. C. (ed.) 1966. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata*. Geological Society of America and University of Kansas Press 3(2), Boulder, CO. [5]

Moore, W. S., and J. T. Price. 1993. Nature of selection in the northern flicker hybrid zone and its implications for speciation theory. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 196–225. Oxford University Press, New York. [9]

Moran, N. 2002. Micobial minimalism: Genome reduction in bacterial pathogens. *Cell* 108: 583–586. [21]

Moran, N. 2003. Tracing the evolution of gene loss in obligate bacterial symbionts. *Curr. Opin. Microbiol.* 6: 512–518. [19]

Moran, N. A., and P. Baumann. 1994. Phylogenetics of cytoplasmically inherited microorganisms of arthropods. *Trends Ecol. Evol.* 9: 15–20. [18]

Moran, P., and I. Kornfield. 1993. Retention of an ancestral polymorphism in the mbuna species flock (Teleostei: Cichlidae) of Lake Malawi. *Mol. Biol. Evol.* 10: 1015–1029. [2, 15]

Morton, W. F., J. F. Crow, and H. J. Muller. 1956. An estimate of the mutational damage in man from data on consangui neous marriages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 42: 855–863. [9]

Mousseau, T. A., and D. A. Roff. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181–197. [9, 13]

Moyle, P. B., and J. J. Cech Jr. 1983. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. [6]

Moy-Thomas, J. A., and R. S. Miles. 1971. *Palaeozoic fishes*.

Second edition. Chapman & Hall, London. [4]

Mukai, T., S. I. Chigusa, L. E. Mettler, and J. F. Crow. 1972. Mutation rate and dominance of genes affecting viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 72: 335–355. [8]

Müller, G. B. 1990. Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis. In M. H. Nitecki (ed.), *Evolutionary Innovations*, pp. 99–130. University of Chicago Press, Chicago. [3, 21]

Müller, G. B., and G. P. Wagner. 1991. Novelty in evolution: Restructuring the concept. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 229–256. [21]

Müller, G. B., and G. P. Wagner. 1996. Homology, *Hox* genes, and developmental integration. *Am. Zool.* 36: 4–13. [3]

Muller, H. J. 1940. Bearing of the *Drosophila* work on systematics. In J. S. Huxley (ed.), *The New Systematics*, pp. 185–268. Clarendon Press, Oxford. [15, 16]

Muller, H. J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutat. Res.* 1: 2–9. [17]

Müntzing, A. 1930. Über Chromosomenvermehrung in Galeopsis-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. *Hereditas* 14: 153–172. [16]

Myers, A. A., and P. S. Giller (eds.). 1988. *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London. [6]

N

Nason, J. D., N. C. Ellstrand, and M. L. Arnold. 1992. Patterns of hybridization and introgression in populations of oaks, manzanitas, and irises. *Am. J. Bot.* 79: 101–111. [15]

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York. [9]

Nei, M. 1995. Genetic support for the out of Africa theory of human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6720–6722. [6]

Nei, M., and A. L. Hughes. 1991. Polymorphism and evolution of the major histocompatibility complex loci in mammals. In R. K. Selander, A. G. Clark, and T. S. Whittam (eds.), *Evolution at the Molecular Level*, pp. 222–247. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [12]

Nei, M., and A. K. Roychoudhury. 1982. Genetic relationship and evolution of human races. *Evol. Biol.* 14: 1–59. [9]

Nei, M., T. Maruyama, and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1–10. [10]

Neigel, J. E., and J. C. Avise. 1986. Phylogenetic relationship of mitochondrial DNA under various demographic models of speciation. In E. Nevo and S. Karlin (eds.), *Evolutionary Processes and Theory*, pp. 515–534. Academic Press, London. [15]

Nesse, R., and G. C. Williams. 1994. *Why We Get Sick: The New Science of Darwinian Medicine*. Times Books, New York. [22]

Nestmann, E. R., and R. F. Hill. 1973. Population genetics in continuously growing mutator cultures of *Escherichia coli*. *Genetics* 73: 41–44. [11]

Nevo, E. 1991. Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel. *Evol. Biol.* 25: 1–125. [15]

Niklas, K. J., B. H. Tiffney, and A. H. Knoll. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614–616. [7]

Nilsson, D. E., and S. Pelger. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256: 59–65. [21]

Nilsson, L. A. 1983. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich. and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 87: 325–350. [15]

Nilsson, L. A., L. Jonsson, L. Ralison, and E. Randrianjohany. 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawkmoths (Sphingidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 1–19. [18]

Nisbett, R. 1995. Race, IQ, and scientism. In S. Fraser (ed.), *The Bell Curve Wars*, pp. 36–57. BasicBooks, New York. [9]

Nitecki, M. H. (ed.). 1988. *Evolutionary Progress*. University of Chicago Press, Chicago. [11]

Nitecki, M. H. (ed.). 1990. *Evolutionary Innovations*. University of Chicago Press, Chicago. [21]

Noble, G. K. 1931. *The Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York. [3]

Noor, M. A. F. 1995. Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. *Nature* 375: 674–675. [16]

Noor, M. A. F. 1999. Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity* 83: 503–508. [16]

Norell, M., Q. Ji, K. Gao, C. Yuan, Y. Zhao, and L. Wang. 2002. "Modern" feathers on a non-avian dinosaur. *Nature* 416: 36–37. [4]

Normark, B. B., O. P. Judson, and N. A. Moran. 2003. Genomic signatures of ancient asexual lineages. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 69–84. [11, 17]

Nosil, P. 2002. Transition rates between specialization and generalization. *Evolution* 56: 1701–1706. [21]

Nuzhdin, S. V., and T. F. C. Mackay. 1994. Direct determination of retrotransposon transposition rates in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* 63: 139–144. [8]

Nuzhdin, S. V., C. L. Dilda, and T. F. C. Mackay. 1999. The genetic architecture of selection response: inferences from fine-scale mapping of bristle number quantitative trait loci in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 153: 1317–1331. [13]

O

Oakeshott, J. G., J. B. Gibson, P. R. Anderson, W. R. Knib, D. G. Anderson, and G. K. Chambers. 1982. Alcohol dehydrogenase and glycerol-3-phosphate dehydrogenase clines in *Drosophila melanogaster* on different continents. *Evolution* 36: 86–96. [9]

Ochman, H., J. G. Lawrence, and E. A. Groisman. 2000. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. *Nature* 405: 299–304. [2, 19]

Odling-Smee, F. J., K. N. Laland, and M. W. Feldman. 2003. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [21]

Ohno, S. 1970. *Evolution by Gene Duplication*. Springer-Verlag, Berlin. [19]

Oliver, G., A. Mailhos, R. Wehr, N. G. Copeland, N. A. Jenkins, and P. Gruss. 1995. *Six3*, a murine homolog of the *sine oculis* gene, demarcates the most anterior border of the developing neural plate and is expressed during eye development. *Development* 121: 4045–4055. [20]

Olivieri, I., Y. Michalakis, and P.-H. Gouyon. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *Am. Nat.* 146: 202–228. [17]

Olmstead, R. G., and J. A. Sweere. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. *Syst. Biol.* 43: 467–481. [2]

Olson, E. C., and R. L. Miller. 1958. *Morphological Integration.* University of Chicago Press, Chicago. [13]

Orgel, L. E. 1994. The origin of life on earth. *Sci. Am.* October: 77–91. [5]

Orr, H. A. 1995. The population genetics of speciation the evolution of hybrid incompatibilities. *Genetics* 139: 1805–1813. [16]

Orr, H. A. 1998. The population genetics of adaptation: the distribution of factors fixed during adaptive evolution. *Evolution* 52: 935–949. [13]

Orr, H. A., and J. Coyne. 1992. The genetics of adaptation: A reassessment. *Am. Nat.* 140: 725–742. [21]

Orr, H. A., and S. Irving. 2001. Complex epistasis and the genetic basis of hybrid sterility in the *Drosophila pseudoobscura* Bogotá-USA hybridization. *Genetics* 158: 1089–1100. [15]

Osborn, H. F. 1929. *The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota, and Nebraska.* United States Geological Survey Monograph 55 vol. 1. U. S. Government Printing Office, Washington, D.C. [21]

Osorio, D. 1994. Eye evolution: Darwin's shudder stilled. *Trends Ecol. Evol.* 9: 241–242. [21]

Ostrom, J. H. 1976. On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus. Breviora* 439: 1–21. [4]

Ota, T., and M. Nei. 1994. Divergent evolution by the birth-and-death process in the immunoglobulin V_H gene family. *Molec. Biol. Evol.* 11:469–482. [19]

Otto, S. P., and S. L. Nuismer. 2004. Species interactions and the evolution of sex. *Science* 304: 1018–1020. [17]

Ovchinnikov, I. V., A. Götherström, G. P. Romanova, V. M. Kharitonov, K. Lidén, and W. Goodwin. 2000. Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus. *Nature* 404: 490–493. [6]

Ownbey, M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon. Am. J. Bot.* 37: 489–499. [16]

P

Page, R. D. M. 1994. Maps between trees and cladistic analyses of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.* 43: 58–77. [6]

Page, R. D. M. 2002. Introduction. In R. D. M. Page (ed.), *Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution*, pp. 1–21. University of Chicago Press, Chicago. [6, 18]

Palmer, A. R. 1982. Predation and parallel evolution: Recurrent parietal plate reduction in balanomorph barnacles. *Paleobiology* 8: 31–44. [4]

Palmer, J. D., and J. M. Logsdon, Jr. 1991. The recent origin of introns. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1: 470–477. [19]

Palumbi, S. R. 1998. Species formation and the evolution of gamete recognition loci. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 271–278. Oxford University Press, New York. [14, 15]

Palumbi, S. R. 2001. *The Evolution Explosion: How Humans Cause Rapid Evolutionary Change.* W. W. Norton, New York [1]

Pamilo, P., and M. Nei. 1988. Relationships between gene trees and species trees. *Mol. Biol. Evol.* 5: 568–583. [15]

Panganiban, G., S. M. Irvine, C. Lowe, H. Roehl, L. S. Corley, B. Sherbon, J. K. Grenier, J. F. Fallon, J. Kimble, M. Walker, G. A. Wray, B. J. Swalla, M. Q. Martindale, and S. B. Carroll. 1997. The origin and evolution of animal appendages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 5162–5166. [20]

Panhuis, T. M., R. Butlin, M. Zuk, and T. Tregenza. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 364–371. [16]

Paradis, J., and G. C. Williams. 1989. *Evolution and Ethics: T. H. Huxley's Evolution & Ethics with New Essays on its Victorian and Sociobiological Context.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [1]

Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525–567. [14]

Parker, G. A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In M. S. Blum and N. A. Blum (eds.), *Sexual Selection and Reproduction*, pp. 123–166. Academic Press, New York. [14]

Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42. [7]

Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, J. Tennent, J. A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shift of butterfly species' ranges associated with regional warming. *Nature* 399: 579–583. [7]

Partridge, L., and L. D. Hurst. 1998. Sex and conflict. *Science* 281: 2003–2008. [14]

Partridge, L., N. Prowse, and P. Pignatelli. 1999. Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster. Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 255–261. [17]

Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. In E. S. Vrba (ed.), *Species and Speciation*, pp. 21–29. Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria, South Africa. [15]

Patterson, C., D. M. Williams, and C. J. Humphries. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 153–188. [2]

Patton, J. L., and S. Y. Yang. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: Macrogeographic patterns. *Evolution* 31: 697–720. [10]

Pellmyr, O., and C. J. Huth. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372: 257–260. [18]

Pellmyr, O., and J. Leebens-Mack. 1999. Forty million years of mutualism: evidence for Eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 9178–9183. [18]

Pennock, R. T. 1999. *Tower of Babel: The Evidence against the New Creationism.* M.I.T. Press, Cambridge, MA. [22]

Pennock, R. T. 2001. *Intelligent Design and Its Critics: Philosophical, Theological, and Scientific Perspectives.* M.I.T. Press, Cambridge, MA. [22]

Peterson, A. T., J. Soberón, and V. Sánchez-Cordeiro. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265–1267. [21]

Pfennig, D. W. 1997. Kinship and cannibalism. *BioScience* 47: 667–675. [14]

Pielou, E. C. 1991. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America.* University of Chicago Press, Chicago. [5]

Pigliucci, M. 2002. *Denying Evolution: Creationism, Scientism, and the Nature of Science.* Sinauer, Sunderland, MA. [1, 22]

Pigliucci, M., and K. Preston (eds.). 2004. *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes.* Oxford University Press, Oxford. [13]

Plomin, R., J. C. DeFries, G. E. McClearn, and M. Rutter. 1997. *Behavioral Genetics,* third edition. W. H. Freeman, New York. [9]

Pomiankowski, A. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 5: 136–184. [14]

Pomiankowski, A., and Y. Iwasa. 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 5106–5111. [14, 16]

Poole, A. M., D. C. Jeffares, and D. Penny. 1998. The path from the RNA world. *J. Molec. Evol.* 46: 1–17. [19]

Porter, K. R. 1972. *Herpetology.* W. B. Saunders, Philadelphia, PA. [11]

Potts, R. 1988. *Early Hominid Activity at Olduvai.* Aldine de Gruyter, New York. [4]

Potts, W. K., C. J. Manning, and E. K. Wakeland. 1991. Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* 352: 619–621. [17]

Presgraves, D. C., L. Balagopalan, S. M. Abmayr, and H. A. Orr. 2003. Adaptive evolution drives divergence of a hybrid inviability gene between two species of *Drosophila. Nature* 423: 715–719. [15]

Price, T., M. Turelli, and M. Slatkin. 1993. Peak shifts produced by correlated responses to selection. *Evolution* 47: 280–290. [16]

Prince, V. E. 2002. The Hox paradox: More complex(es) than imagined. *Dev. Biol.* 249: 1–15. [19]

Prince, V. E., and F. B. Pickett. 2002. Splitting pairs: The diverging fates of duplicated genes. *Nature Rev. Genet.* 3: 827–837. [19]

Promislow, D. E. L., and P. H. Harvey. 1991. Mortality rates and the evolution of mammalian life histories. *Acta Oecologica* 220: 417–437. [17]

Prum, R. O. 2003. Dinosaurs take to the air. *Nature* 421: 323–324. [4]

Purugganan, M. D. 1997. The MADS-box floral homeotic gene lineages predate the origin of seed plants: Phylogenetic and molecular clock estimates. *J. Mol. Evol.* 45: 392–396. [20]

Pyke, G. 1982. Local geographic distribution of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* 63: 555–573. [18]

Q

Quattrocchio, F., J. Wing, K. Van der Woude, E. Souer, N. van Netten, J. Mol, and R. Koes. 1999. Molecular analysis of the *ANTHOCYANIN2* gene of petunia and its role in the evolution of flower color. *Plant Cell* 11: 1433–1444. [8]

Queller, D. C., F. Zacchi, R. Cervo, S. Turillazzi, M. T. Henshaw, L. A. Santorelli, and J. E. Strassmann. 2000. Unrelated helpers in a social insect. *Nature* 405: 784–787. [14]

R

Radinsky, L. B. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution* 38: 1–15. [20]

Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form.* University of Chicago Press, Chicago. [3, 20]

Ralls, K., P. H. Harvey, and A. M. Lyles. 1986. Inbreeding in natural populations of birds and mammals. In M. E. Soulé (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity,* pp. 35–56. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [17]

Ramsey, J., and D. W. Schemske. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 467–501. [8, 16]

Rasmussen, S., L. Chen, D. Deamer, D. . Krakauer, N. H. Packard, P. F. Stadler, and M. A. Bedau. 2004. Transitions from nonliving to living matter. *Science* 303: 963–965. [5]

Raup, D. M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science* 177: 1065–1071. [7]

Raup, D. M., and J. J. Sepkoski Jr. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science* 215: 1501–1503. [7]

Raven, P. H. 1976. Systematics and plant population biology. *Syst. Bot.* 1: 284–316. [15]

Raxworthy, C. J., M. R. J. Forstner, and R. A. Nussbaum. 2002. Chamaeleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415: 784–787. [6]

Razin, S. 1997. The minimal cellular genome of mycoplasma. *Indian J. Biochem. Biophys.* 34: 124–130. [19]

Reeve, H. K., and L. Keller. 1999. Levels of selection: burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues. In L. Keller (ed.), *Levels of Selection in Evolution,* pp. 3–14. Princeton University Press, Princeton, NJ. [14]

Reeve, H. K., and P. W. Sherman. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *Q. Rev. Biol.* 68: 1–32. [11]

Relethford, J. H. 2001. *Genetics and the Search for Modern Human Origins.* Wiley-Liss, New York. [6]

Rendel, J. M., B. L. Sheldon, and D. E. Finlay. 1966. Selection for canalization of the scute phenotype. II. *Am. Nat.* 100: 13–31. [13]

Rensch, B. 1959. *Evolution Above the Species Level.* Columbia University Press, New York. [1, 3, 21]

Reyer, H.-U. 1990. Pied kingfishers: Ecological causes and reproductive consequences of cooperative breeding. In P. B. Stacey and W. D. Koenig (eds.), *Cooperative Breeding in Birds,* pp. 527–587. Cambridge University Press, Cambridge. [14]

Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257–267. [17]

Reznick, D., and J. Travis. 2002. Adaptation. In C.W. Fox, D. A. Roff, and D. J. Fairbairn (eds.), *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies,* pp. 44–57. Oxford University Press, New York. [17]

Reznick, D., H. Bryga, and J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346: 357–359. [17]

Rice, W. R. 1992. Sexually antagonistic genes: experimental evidence. *Science* 256: 1436–1439. [14]

Rice, W. R. 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 381: 232–234. [14]

Rice, W. R., and B. Holland. 1997. The enemies within: Intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 1–10. [14]

Rice, W. R., and E. E. Hostert. 1993. Laboratory experiments

on speciation: What have we learned in forty years? *Evolution* 47: 1637–1653. [16]

Rice, W. R., and G. W. Salt. 1990. The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: Experimental evidence. *Evolution* 44: 1140–1152. [16]

Richardson, M. K., J. Hanken, L. Selwood, G. M. Wright, R. J. Richards, C. Pieau, and A. Raynaud. 1998. Haeckel, embryos, and evolution. *Science* 280: 983–984. [3]

Ricklefs, R. E., and R. E. Latham. 1992. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *Am. Nat.* 139: 1305–1321. [21]

Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago. [6, 7]

Rico, P., P. Bouteillon, M. J. H. van Oppen, M. E. Knight, G. M. Hewitt, and G. F. Turner. 2003. No evidence for parallel sympatric speciation in cichlid species of the genus *Pseudotropheus* from northwestern Lake Malawi. *J. Evol. Biol.* 16: 37–46. [16]

Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: The Comparative Method and Adaptations for Mating*. Oxford University Press, Oxford. [11]

Riedl, R. 1978. *Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*. Wiley, New York. [4, 20, 21]

Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 359–389. [16]

Rieseberg, L. H. 2001. Chromosomal arrangements and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 351–358. [15]

Rieseberg, L. H., and J. F. Wendel. 1993. Introgression and its consequences in plants. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 70–109. Oxford University Press, New York. [16]

Rieseberg, L. H., J. Whitten, and K. Gardner. 1999. Hybrid zones and the genetic architecture of a barrier to gene flow between two sunflower species. *Genetics* 152: 713–727. [15]

Rieseberg, L. H., D. M. Raymond, Z. Lai, K. Livingstone, J. L. Durphy, A. E. Schwarzbach, L. A. Donovan, and C. Lexer. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: 1211–1216. [16]

Ritchie, M. G. 2000. The inheritance of female preference functions in a mate recognition system. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 327–332. [16]

Ritchie, M. G., and S. D. F. Phillips. 1998. The genetics of sexual isolation. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 291–308. Oxford University Press, New York. [15]

Roberts, G. C., and C. W. Smith. 2002. Alternative splicing: Combinatorial output from the genome. *Curr. Opin. Chem. Biol.* 6: 375–383. [19]

Roberts, R. G., T. F. Flannery, L. K. Ayliffe, and 8 others. 2001. New ages for the last Australian megafauna: Continent-wide extinction about 46,000 years ago. *Science* 292: 1888–1892. [5]

Rodriguez, D. J. 1996. A model for the establishment of polyploidy in plants. *Am. Nat.* 147: 33–46. [16]

Roelofs, W. L., T. J. Glover, X.-H. Tang, I. Sreng, P. S. Robbins, E. E. Eckenrode, C. Löfstedt, B. S. Hansson, and B. O. Bengtsson. 1987. Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 7585–7589. [15]

Roff, D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [17]

Rogers, A. R., and H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise differences. *Mol. Biol. Evol.* 9: 552–569. [10]

Romer, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago. [3, 5]

Romer, A. S., and T. S. Parsons. 1986. *The Vertebrate Body*. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA. [3, 5]

Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46: 195–203. [6]

Root, T., J. T. Price, K. R. Hall, S. Schnider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60. [7]

Rose, M. R. 1991. *The Evolutionary Biology of Aging*. Oxford University Press, Oxford. [17]

Rosenberg, N. A., J. K. Pritchard, J. L. Webert, H. M. Cann, K. K. Kidd, L. A. Zhivotovsky, and M. W. Feldman. 2002. Genetic structure of human populations. *Science* 298: 2381–2385. [9]

Rosenzweig, M. L., and R. D. McCord. 1991. Incumbent replacement: Evidence for long-term evolutionary progress. *Paleobiology* 17: 202–213. [7]

Roth, V. L. 1988. The biological basis of homology. In C. J. Humphries (ed.), *Ontogeny and Systematics*, pp. 1–26. British Museum (Natural History). [20]

Roth, V. L. 1991 Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved. *J. Evol. Biol.* 4: 167–194. [20]

Rothstein, S. I., and S. K. Robinson (eds.). 1998. *Parasitic Birds and Their Hosts: Studies in Coevolution*. Oxford University Press, New York. [18]

Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. *Ecology* 52: 453–468. [17]

Roughgarden, J. 2004. *Evolution's Rainbow: Diversity, Gender and Sexuality in Nature and People*. University of Californi Press, Berkeley. [17]

Roush, R. T., and J. A. McKenzie. 1987. Ecological genetics insecticide and acaricide resistance. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 361–380. [12]

Roush, R. T., and B. E. Tabashnik (eds.). 1990. *Pesticide Resistance in Arthropods*. Chapman and Hall, New York. [12]

Rowe, L. E., and D. Houle. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1415–1421. [14]

Rundle, H. D. 2003. Divergent environments and populati bottlenecks fail to generate premating isolation in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 57: 2557–2565. [16]

Rundle, H. D., A. O. Mooers, and M. C. Whitlock. 1998. Single founder-flush events and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 52: 1850–1855. [16]

Rundle, H. D., L. Nagel, J. W. Boughman, and D. Schlute 2000. Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *Science* 287: 306–308. [17]

Ruse, M. 1979. *The Darwinian Revolution*. University of Chicago Press, Chicago. [11]

Ruse, M. 1996. *Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [11, 21]

Rutherford, S. L., and S. Lindquist. 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336–342. [21]

Rutledge, R., S. Regan, O. Nicolas, P. Fobert et al. 1998. Characterization of an *AGAMOUS* homologue from the conifer black spruce (*Picea mariana*) that produces floral homeotic conversions when expressed in *Arabidopsis*. *Plant J.* 15: 625–634. [20]

Ruvolo, M. 1997. Molecular phylogeny of the hominoids: Inferences from multiple independent DNA sequence data sets. *Mol. Biol. Evol.* 14: 248–265. [2]

Ryan, M. J. 1985. *The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication*. University of Chicago Press, Chicago. [14]

Ryan, M. J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science* 281: 1999–2003. [14]

Ryan, M. L., and A. S. Rand. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47: 647–657. [16]

S

Saccone, C., and G. Pesole. 2003. *Handbook of Comparative Genomics: Principles and Methodology*. Wiley-Liss, Hoboken, NJ. [21]

Salvini-Plawen, L. V., and E. Mayr. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evol. Biol.* 10: 207–263. [21]

Salzberg, S. L., O. White, J. Peterson, and J. A. Eisen. 2001. Microbial genes in the human genome: Lateral transfer or gene loss? *Science* 292: 1903–1906. [19]

Sanderson, N. 1989. Can gene flow prevent reinforcement? *Evolution* 43: 1223–1235. [16]

Sang, T., and Y. Zhong. 2000. Testing hybridization hypotheses based on incongruent gene trees. *Syst. Biol.* 49: 422–434. [2]

Sanmartín, I., H. Enghoff, and F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 345–390. [6]

Santos, F. R., A. Pandya, C. Tyler-Smith, S. D. J. Pena, M. Schanfield, W. R. Leonard, L. Osipova, M. H. Crawford, and R. J. Mitchell. 1999. The central Siberian origin for Native American Y chromosomes. *Am. J. Hum. Genet.* 64: 619–628. [6]

Sasa, M., P. T. Chippendale, and N. A. Johnson. 1998. Patterns of postzygotic isolation in frogs. *Evolution* 52: 1811–1820. [16]

Scharloo, W. 1991. Canalization: Genetic and developmental aspects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 65–93. [13]

Schemske, D. W., and H. D. Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflkowers (*Mimulus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 11910–11915. [15]

Schindewolf, O. H. 1950. *Grundfrage der Paläontologie*. Schweitzerbart, Jena, Germany. [21]

Schlichting, C. D., and M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [13]

Schliewen, U. K., D. Tautz, and S. Pääbo. 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* 368: 629–632. [16]

Schluter, D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50: 1766–1774. [13]

Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford. [3, 13, 16, 18]

Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends Ecol. Evol.* 16: 372–380. [18]

Schluter, D., and J. D. McPhail. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am. Nat.* 140: 85–108. [18]

Schluter, D., and L. M. Nagel. 1995. Parallel speciation by natural selection. *Am. Nat.* 146: 292–301. [16]

Schluter, D., and R. E. Ricklefs. 1993. Convergence and the regional component of species diversity. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, pp. 230–240. University of Chicago Press, Chicago. [18]

Schoener, T. W. 1984. Size differences among sympatric, bird-eating hawks: A worldwide survey. In D. R. Strong, Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, and A. B. Thistle (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, pp. 254–281. Princeton University Press, Princeton, NJ. [18]

Schwenk, K. 1993. The evolution of chemoreception in squamate reptiles: A phylogenetic approach. *Brain Behav. Evol.* 41: 124–137. [21]

Scott, E. C. 1997. Antievolution and creationism in the United States. *Annu. Rev. Anthropol.* 26: 263–289. [22]

Scott, E. C. 2004. *Evolution versus Creationism: An Introduction*. Greenwood Press, Westport, CT. [22]

Searle, J. B. 1993. Chromosomal hybrid zones in eutherian mammals. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 309–353. Oxford University Press, New York. [17]

Seehausen, O., P. J. Mayhew, and J. J. van Alphen. 1999. *Evolution* of colour patterns in East African cichlid fish. *J. Evol. Biol.* 12: 514–534. [16]

Seger, J. 1992. Evolution of exploiter-victim relationships. In M. J. Crawley (ed.), *Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites, and Disease*, pp. 3–25. Blackwell Scientific, Oxford. [18]

Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113–151. [18]

Selander, R. K. 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Am. Zool.* 10: 53–66. [10]

Sepkoski, J. J. Jr. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology* 10: 246–267. [7]

Sepkoski, J. J. Jr. 1993. Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns. *Paleobiology* 19: 43–51. [7]

Sepkoski, J. J. Jr. 1996a. Competition in macroevolution: The double wedge revisited. In D. Jablonski, D. H. Erwin, and J. Lipps (eds.), *Evolutionary Paleobiology*, pp. 211–255. University of Chicago Press, Chicago. [7]

Sepkoski, J. J. Jr. 1996b. Large-scale history of biodiversity. In V. H. Heywood (ed.), *Global Biodiversity Assessment*, pp. 202–212. United Nations Environmental Programme. Cambridge University Press, Cambridge. [7]

Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137–2147. [4, 5]

Sgrò, C. M., and L. Partridge. 1999. A delayed wave of death from reproduction in *Drosophila*. *Science* 286: 2521–2524. [17]

Shabalina, S. A., L. Y. Yampolsky, and A. S. Kondrashov. 1997. Rapid decline of fitness in panmictic populations of *Drosophila melanogaster* maintained under relaxed natural

selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 13034–13039. [8]

Shabalina, S. A., A. Y. Ogurtsov, V. A. Kondrashov, and A. S. Kondrashov. 2001. Selective constraint in intergenic regions of human and mouse genomes. *Trends Genet* 17: 373–376. [19]

Shaffer, H. B. and S. R. Voss. 1996. Phylogenetic and mechanistic analysis of a developmentally integrated character complex: Alternate life history modes in ambystomatid salamanders. *Am. Zool.* 36: 24–35. [20]

Shaver, A. C., P. G. Dombrowski, J. Y. Sweeney, T. Treis, R. M. Zappala, and P. D. Sniegowski. 2002. Fitness evolution and the rise of mutator alleles in experimental *Escherichia coli* populations. *Genetics* 162: 557–566. [17]

Shaw, K. L. 1995. Biogeographic patterns of two independent Hawaiian cricket radiations (*Laupala* and *Prognathogryllus*). In W. L. Wagner and V. A. Funk (eds.), *Hawaiian Biogeography*, pp. 39–56. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. [6]

Sheldon, P. R. 1987. Parallel gradualistic evolution of Ordovician trilobites. *Nature* 330: 561–563. [4, 21]

Sheldon, P. R. 1990. Shaking up evolutionary patterns. *Nature* 345: 772. [16]

Sherman, P. W., H. K. Reeve, and D. W. Pfennig. 1997. Recognition systems. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, fourth edition, pp. 69–96. Blackwell Scientific, Oxford. [14]

Shine, R., and E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *Am. Nat.* 139: 1257–1269. [17]

Short, L. L. 1965. Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 129: 307–428. [9]

Shoshani, J., C. P. Groves, E. L. Simons, and G. F. Gunnell. 1996. Primate phylogeny: Morphological and molecular results. *Mol. Phyl. Evol.* 5: 102–154. [2]

Shu, D.-G., S. Conway Morris, J. Han, Z.-F. Zhang, K. Yasui, P. Janvier, L. Chen, X.-L. Zhang, J.-N. Liu, Y. Li, and H.-Q. Liu. 2003. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature* 421: 526–529. [5]

Sibley, C. G. 1950. Species formation in the red-eyed towhees of Mexico. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 50: 109–193. [15]

Sibley, C. G. 1954. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico. *Evolution* 8: 252–290. [15]

Sidor, C. A., and J. A. Hopson. 1998. Ghost lineages and "mammalness:" Assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology* 24: 254–273. [4]

Signor, P. W. III. 1985. Real and apparent trends in species richness through time. In J. W. Valentine (ed.), *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*, pp. 129–150. Princeton University Press, Princeton, NJ. [7]

Signor, P. W. III. 1990. The geological history of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 509–539. [7]

Simons, E. L. 1979. The early relatives of man. In G. Isaac and R. E. F Leakey (eds.), *Human Ancestors*, pp. 22–42. W. H Freeman, San Francisco. [5]

Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York. [1, 21]

Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York. [1, 21]

Simpson, G. G. 1964. *This View of Life: The World of an Evolutionist*. Harcourt, Brace and World, New York. [21]

Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: An experimental and comparative analysis of egg size and its effect on offspring performance. *Evolution* 44: 279–294. [17]

Skutch, A. F. 1973. *The Life of the Hummingbird*. Crown Publishers, New York. [15]

Slatkin, M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology* 61: 163–177. [18]

Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393–430. [10]

Slatkin, M., and W. P. Maddison. 1989. A cladistic measure of gene flow inferred from the phylogenies of alleles. *Genetics* 123: 603–613. [10]

Smith, A. B., and K. J. Peterson. 2002. Dating the time of origin of major clades: Molecular clocks and the fossil record. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 30: 65–88. [2]

Smith, N. G., and A. Eyre-Walker. 2002. Adaptive protein evolution in *Drosophila*. *Nature* 415: 1022–1024. [19]

Smith, T. B. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* 363: 618–620. [12]

Smocovitis, V. B. 1996. *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [1]

Sniegowski, P. D., and R. E. Lenski. 1995. Mutation and adaptation: The directed mutation controversy in evolutionary perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 553–578. [8]

Sniegowski, P. D., P. J. Gerrish, T. Johnson, and A. Shaver. 2000. The evolution of mutation rates: Separating causes from consequences. *Bioessays* 22: 1057–1066. [17]

Sparks, J. S. 2003. Molecular phylogeny and biogeography of Malagasy and South Asian cichlids (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Mol. Phyl. Evol.* 30: 599–614. [6]

Springer, M. S., W. J. Murphy, E. Eizirik, and S. J. O'Brien. 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 1056–1061. [5]

Sober, E. 1984. *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. MIT Press, Cambridge, MA. [11]

Soltis, P. S., and D. E. Soltis. 1991. Multiple origins of the allotetraploid *Tragopogon mirus* (Compositae): rRNA evidence. *Syst. Bot.* 16: 407–413. [16]

Somers, C. M., B. E. McCarry, F. Malek and J. S. Quinn. 2004. Reduction of particulate air pollution lowers the risk of heritable mutations in mice. *Science* 304: 1008–1010. [8]

Soulé, M. 1966. Trends in the insular radiation of a lizard. *Am. Nat.* 100: 47–64. [16]

Soyfer, V. 1994. *Lysenko and the Tragedy of Soviet Science*. Rutgers University Press, New Brunswick, NJ. [22]

Spassky, B., N. Spassky, H. Levene, and T. Dobzhansky. 1958. Release of genetic variability through recombination. I. *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 43: 844–867. [8]

Spiegelman, S. 1970. Extracellular evolution of replicating molecules. In F. O. Schmitt (ed.), *The Neuro Sciences: A Second Study Program*, pp. 927–945. Rockefeller University Press, New York. [5]

Stace, C. A. 1989. Hybridization and the plant species. In K. M. Urbanska (ed.), *Differentiation Patterns in Higher*

Plants, pp. 115–127. Academic Press, New York. [8]

Stanley, S. M. 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution* 27: 1–26. [21]

Stanley, S. M. 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. W. H. Freeman, San Francisco. [7, 11, 16, 21]

Stanley, S. M. 1990. The general correlation between rate of speciation and rate of extinction: Fortuitous causal linkages. In R. M. Ross and W. D. Allmon (eds.), *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*, pp. 103–127. University of Chicago Press, Chicago. [7]

Stanley, S. M. 1993. *Earth and Life Through Time*, second edition. W. H. Freeman, New York. [4, 5, 8]

Stanley, S. M. 2005. *Earth System History*. W. H. Freeman, New York. [4]

Stanley, S. M., and X. Yang. 1987. Approximate evolutionary stasis for bivalve morphology over millions of years: A multivariate, multilineage study. *Paleobiology* 13: 113–139. [21]

Stark, J., J. Bonacum, J. Remsen, and R. DeSalle. 1999. The evolution and development of dipteran wing veins: A systematic approach. *Annu. Rev. Entomol.* 44: 97–129. [20]

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford. [17]

Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York. [1, 15, 16]

Stebbins, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. [13]

Stebbins, G. L., and P. Basile. 1985. Phyletic phenocopies: A useful technique for probing the genetic developmental basis of evolutionary change. *Evolution* 40: 422–425. [20]

Stebbins, R. C. 1954. *Amphibians and Reptiles of Western North America*. McGraw-Hill, New York. [15]

Stedman, H. H., B. W. Kozyak, A. Nelson, D. M. Thesier, L. T. Su, D. W. Low, C. R. Bridges, J. B. Shrager, N. Minugh-Purvis, and M. A. Mitchell. 2004. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428: 415–418. [19]

Stephens, J. C., and 27 others. 2001. Haplotype variation and linkage disequilibrium in 313 human genes. *Science* 293: 489–493. [19]

Steppan, S. J., P. C. Phillips, and D. Houle. 2002. Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends Ecol. Evol.* 17: 320–327. [13]

Stern, C. 1973. *Principles of Human Genetics*. W. H. Freeman, San Francisco. [9]

Stern, D. L. 1998 A role of Ultrabithorax in morphological differences between *Drosophila* species. *Nature* 396: 463–466. [20]

Stevens, A., and J. Price. 1996. *Evolutionary Psychiatry: A New Beginning*. Routledge, London. [22]

Stewart, C.-B., J. W. Schilling, and A. C. Wilson. 1987. Adaptive evolution in the stomach lysozymes of foregut fermenters. *Nature* 330: 401–404. [19]

Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, Cambridge. [5]

Stock, C. 1925. Cenozoic gravigrade edentates of western North America with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington Publication no. 331: 1–206. [5]

Storfer, A., and A. Sih. 1998. Gene flow and ineffective antipredator behavior in a stream-breeding salamander. *Evolution* 52: 558–565. [12]

Storfer, A., J. Cross, V. Rush, and J. Caruso. 1999. Adaptive coloration and gene flow as a constraint to local adaptation in the streamside salamander, *Ambystoma barbouri*. *Evolution* 53: 889–898. [12]

Strait, D. S., F. E. Grine,and M. A. Moniz. 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *J. Hum. Evol.* 32: 17–82. [4]

Strickberger, M. W. 1968. *Genetics*. Macmillan, New York. [8]

Strobeck, C. 1983. Expected linkage disequilibrium for a neutral locus linked to a chromosomal arrangement. *Genetics* 103: 545–555. [12]

Stutt, A. D., and M. T. Siva-Jothy. 2001. Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 5683–5687. [14]

Sundström, L., M. Chapuisat, and L. Keller. 1996. Conditional manipulation of sex ratio by ant workers: A test of kin selection theory. *Science* 274: 993–995. [14]

Swanson, W. J., and V. D. Vacquier. 2002. The rapid evolution of reproductive proteins. *Nature Rev. Genet.* 3: 137–144. [19]

Szathmáry, E. 1993. Coding coenzyme handles: A hypothesis for the origin of the genetic code. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 9916–9920. [5]

Szymura, J. M. 1993. Analysis of hybrid zones with *Bombina*. In R. G. Harrison (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*, pp. 261–289. Oxford University Press, New York. [15]

T

Taberlet, P., L. Fumagalli, A.-G. Wust-Saucy, and J.-F. Cosson. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* 7: 453–464. [6]

Tagle, D. A., J. L. Slightom, R. T. Jones, and M. Goodman. 1991. Concerted evolution led to high expression of a prosimian primate δ-globin gene locus. *J. Biol. Chem.* 266: 7469–7480. [19]

Tallamy, D. W., M. B. Darlington, J. D. Pesek, and B. E. Powell. 2003. Copulatory courtship signals male genetic quality in cucumber beetles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 77–82. [14]

Taper, M. L., and T. J. Case. 1992. Coevolution among competitors. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 8: 63–109. [18]

Tauber, M. J., C. A. Tauber, and S. Masaki. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, New York. [13]

Taylor, G. E. J., L. E. Pitelka, and M. J. Clegg (eds.). 1991. *Ecological Genetics and Air Pollution*. Springer-Verlag, Berlin. [13]

Taylor, P. D., and G. P. Larwood (eds.). 1990. *Major Evolutionary Radiations*. Clarendon Press, Oxford. [5, 7]

Templeton, A. R. 1980. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94: 1011–1038. [16]

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and Its Consequences*, pp. 3–27. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [15]

Templeton, A. R. 2002. Out of Africa again and again. *Nature* 416: 45–51. [6]

Thewissen, J. G. M., and S. Bajpai. 2001. Whale origins as a

poster child for macroevolution. *BioScience* 51: 1017–1029. [4]

Thewissen, J. G. M., and E. M. Williams, 2002. The early radiations of Cetacea (Mammalia): Evolutionary pattern and developmental correlations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 73–90. [4]

Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, and 16 others. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148. [5, 7]

Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process.* University of Chicago Press, Chicago. [18]

Thompson, J. N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* 153: S1–S14. [18]

Thompson, J. N. 2004. *The Geographic Mosaic of Coevolution.* University of Chicago Press, Chicago. [18]

Thomson, J. D., and J. Brunet. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. *Trends Ecol. Evol.* 5: 11–16. [17]

Thornhill, N. W. (ed.). 1993. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding.* University of Chicago Press, Chicago. [17]

Thornhill, R., and J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems.* Harvard University Press, Cambridge, MA. [14]

Thrall, P. H., and J. J. Burdon. 2003. Evolution of virulence in a plant host-pathogen metapopulation. *Science* 299: 1735–1737. [18]

Tilley, S. G., P. A. Verrell, and S. J. Arnold. 1990. Correspondence between sexual isolation and allozyme differentiation: A test in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 2715–2719. [16]

Tishkoff, S. A., R. Varkonyi, N. Cahinhinan, and 14 others. 2001. Haplotype diversity and linkage disequilibrium at human *G6PD*: Recent origin of alleles that confer malarial resistance. *Science* 293: 455–462. [12]

Tizard, B. 1973. IQ and race. *Nature* 247: 316. [9]

Torrents, D., M. Suyama, E. Zdobnov, and P. Bork. 2003. A genome-wide survey of human pseudogenes. *Genome Res.* 13: 2559–2567. [19]

Travis, J. 1989. The role of optimizing selection in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 279–296. [13]

Travis, J., and D. J. Futuyma. 1993. Global change: Lessons from and for evolutionary biology. In P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver, and R. B. Huey (eds.), *Biotic Interactions and Global Change*, pp. 251–263. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [21]

Trevathan, W. R., E. O. Smith, and J. J. McKenna (eds). 1999. *Evolutionary Medicine.* Oxford Universitty Press, New York. [22]

Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46: 35–57. [14]

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*, pp. 136–179. Heinemann, London. [14, 18]

Trivers, R. L. 1974. Parent- offspring conflict. *Am. Zool.* 11: 249–264. [14]

Trivers, R. L., and H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249–263. [14]

True, J. R., and S. B. Carroll. 2002. Gene co-option in physiological and morphological evolution. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.* 18: 53–80. [20]

True, J. R., B. S. Weir, and C. C. Laurie. 1996. A genome-wide survey of hybrid incompatibility factors by the introgression of marked segments of *Drosophila mauritiana* chromosomes into *Drosophila simulans*. *Genetics* 142: 819–837. [16]

Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, and T. J. Case. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 5948–5953. [10]

Turelli, M. 1984. Heritable genetic variation via mutation-selection balance: Lerch's zeta meets the abdominal bristle. *Theor. Pop. Biol.* 25: 138–193. [13]

Turelli, M. 1988. Phenotypic evolution, constant covariances, and the maintenance of additive variance. *Evolution* 42: 1342–1347. [13]

Turelli, M., N. H. Barton, and J. A. Coyne. 2001. Theory and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16: 330–343. [16]

Turner, J. R. G. 1977. Butterfly mimicry: The genetical evolution of an adaptation. *Evol. Biol.* 10: 163–206. [18]

U

Underhill, P. A., G. Passarino, A. A. Lin, P. Shen, M. Mirazón Lahr, R. A. Foley, P. J. Oefner, and L. L. Cavalli-Sforza. 2001. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of human populations. *Ann. Hum. Genet.* 65: 43–62. [6]

Ungerer, M. C., S. J. E. Baird, J. Pan, and L. H. Rieseberg. 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 11757–11762. [16]

Unwin, D. M. 1998. Feathers, filaments, and theropod dinosaurs. *Nature* 391: 119–120. [4]

Uyenoyama, M. K., K. E. Holsinger, and D. M. Waller. 1993. Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 9: 327–381. [17]

V

Vacquier, V. D. 1998. Evolution of gamete recognition proteins. *Science* 281: 1995–1998. [14]

Valentine, J. W. (ed.). 1985. *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [7]

Valentine, J. W., T. C. Foin, and D. Peart. 1978. A provincial model of Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology* 4: 55–66. [7]

van Ham, R. C., J. Kamerbeek, C. Palacios, C. Rausell, F. Abascal, U. Bastolla, J. M. Fernandez, L. Jimenez, M. Postigo, F. J. Silva, J. Tamames, E. Viguera, A. Latorre, A. Valencia, F. Moran, and A. Moya. 2003. Reductive genome evolution in *Buchnera aphidicola*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 581–586. [19]

van Noordwijk, A. J., and G. deJong. 1986. Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128: 137–142. [17]

Van Tyne, J., and A. J. Berger. 1959. *Fundamentals of Ornithology.* Wiley, New York. [6]

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theory* 1: 1–30. [7]

Vaughan, T. A. 1986. *Mammalogy.* Third edition. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA. [3]

Vehrencamp, S. L. 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. *Am. Zool.* 23: 327–335. [14]

Vehrencamp, S. L., J. W. Bradbury, and R. M. Gibson. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Anim.*

Behav. 38: 885–896. [17]

Vences, M., J. Freyhof, R. Sonnenberg, J. Kosuch, and M. Veith. 2001. Reconciling fossils and molecules: Cenozoic divergence of cichlid fishes and the biogeography of Madagascar. *J. Biogeog.* 28: 1095–1099. [6]

Venter, J. C. et al. 2001. The sequence of the human genome. *Science* 291: 1304–1351. [3, 8]

Vermeij, G. J. 1987. *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life.* Princeton University Press, Princeton, NJ. [5, 7, 18]

Vigilant, L., M. Stoneking, H. Harpending, K. Hawkes, and A. C. Wilson. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253: 1503–1507. [6, 10]

Voelker, R. A., H. E. Schaffer, and T. Mukai. 1980. Spontaneous allozyme mutations in *Drosophila melanogaster*: Rate of occurrence and nature of the mutants. *Genetics* 94: 961–968. [10]

Volkman, S. K., A. E. Barry, E. J. Lyons, K. M. Nielsen, S. M. Thomas, M. Choi, S. S. Thakore, K. P. Day, D. F. Wirth, and D. L. Hartl. 2001. Recent origin of *Plasmodium falciparum* from a single ancestor. *Science* 293: 482–484. [12]

von Baer, K. E. 1828. *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion.* Borntrager, Konigsberg. [3]

Voss, S. R., and H. B. Shaffer. 2000. Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*). *Molec. Ecol.* 9: 1401–1407. [20, 21]

Voss, S. R., K. L. Prudic, J. C. Oliver, and H. B. Shaffer. 2003. Candidate gene analysis of metamorphic timing in ambystomatid salamanders. *Molec. Ecol.* 12: 1217–1223. [20]

W

Waddington, C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563–565. [20]

Waddington, C. H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7: 118–126. [13]

Wade, M. J. 1977. An experimental study of group selection. *Evolution* 31: 134–153. [11]

Wade, M. J. 1979. The primary characteristics of *Tribolium* populations group selected for increased and decreased population size. *Evolution* 33: 749–764. [11]

Wade, M. J., and S. J. Arnold. 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behavior, female choice, and sperm precedence. *Anim. Behav.* 28: 446–461. [14]

Wagner, A., G. P. Wagner, and P. Similion. 1994. Epistasis can facilitate the evolution of reproductive isolation by peak shifts: A two-locus two-allele model. *Genetics* 138: 533–545. [16]

Wagner, G. P. 1988. The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. *J. Evol. Biol.* 1: 45–66. [13]

Wagner, G. P. 1989a. The biological homology concept. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 51–69. [3, 20]

Wagner, G. P. 1989b. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. *Evolution* 43: 1157–1171. [20]

Wagner, G. P. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Am. Zool.* 36: 36–43. [3, 21]

Wagner, G. P., and L. Altenberg. 1996. Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50: 967–976. [13, 21]

Wagner, G. P., G. Booth, and H. Bagheri-Chaichian. 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51: 329–347. [13, 21]

Wagner, P. J. 1996. Contrasting the underlying patterns of active trends in morphologic evolution. *Evolution* 50: 990–1007. [20]

Wake, D. B. 1982. Functional and developmental constraints and opportunities in the evolution of feeding systems in urodeles. In D. Mossakowski and G. Roth (eds.), *Environmental Adaptation and Evolution*, pp. 51–66. G. Fischer, Stuttgart. [21]

Walker, T. D., and J. W. Valentine. 1984. Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *Am. Nat.* 124: 887–899. [7]

Walther, F. R. 1984. *Communication and Expression in Hoofed Mammals.* Indiana University Press, Bloomington. [14]

Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395. [7]

Warner, R. R. 1984. Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. *Am. Sci.* 72: 128–136. [17]

Warren, R. W., L. Nagy, J. Selegue, J. Gates, and S. B. Carroll. 1994. Evolution of homeotic gene function in flies and butterflies. *Nature* 372: 458–461. [20]

Waser, N. M., and M. V. Price. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: Seed set and offspring fitness. *Evolution* 43: 1097–1109. [17]

Watanabe, H., and 44 others. (2004). DNA sequence and comparative analysis of chimpanzee chromosome 22. *Nature* 429: 382–388. [19]

Wcislo, W. T., and B. N. Danforth. 1997. Secondarily solitary: The evolutionary loss of social behavior. *Trends Ecol. Evol.* 12: 468–474. [21]

Weatherbee, S. D., G. Halder, J. Kim, A. Hudson, and S. B. Carroll. 1998 Ultrabithorax regulates genes at several levels of the wing-patterning hierarchy to shape the development of the *Drosophila* haltere. *Genes Devel.* 12: 1474–1482. [20]

Weber, K. E., and L. T. Diggins. 1990. Increased selection response in larger populations. II. Selection for ethanol vapor resistance in *Drosophila melanogaster* at two population sizes. *Genetics* 125: 585–597. [13]

Weis, A. E., W. G. Abrahamson, and M. C. Andersen. 1992. Variable selection on *Eurosta's* gall size. I. The extent and nature of variation in phenotypic selection. *Evolution* 46: 1674–1697. [13]

Weishampel, D. B., P. Dodson, and H. Osmólska. 2004. *The Dinosauria.* Second edition. University of California Press, Berkeley. [5]

Welch, A. M., R. D. Semlitsch, and H. C. Gerhardt. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928–1930.

Wellman, C. H., P. L. Osterloff, and U. Mohiuddin. 2003. Frag ments of the earliest land plants. *Nature* 425: 282–290. [5]

Wells, J. 2000. *Icons of Evolution: Science or Myth?* Regnery, Washington, D.C. [12]

Wen, J. 1999. *Evolution* of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions of flowering plants.

Annu. Rev. Ecol. Syst. 30: 421–455. [6]

Werner, P. A., and W. J. Platt. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). *Am. Nat.* 110: 959–971. [17]

Werner, T. K., and T. W. Sherry. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5506–5510. [16, 18]

Werren, J. H. 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* 208: 1157–1159. [17]

Werren, J. H. 1998. *Wolbachia* and speciation. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 245–260. Oxford University Press, New York. [16]

West, S. A., C. M. Lively, and A. F. Read. 1999. A pluralist approach to sex and recombination. *J. Evol. Biol.* 12: 1003–1012. [18]

West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Q. Rev. Biol.* 58: 155–183. [14]

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York. [13]

Westoby, M., M. R. Leishman, and J. M. Lord. 1997. On misinterpreting the "phylogenetic correlation." *J. Ecol.* 83: 531–534. [11]

White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation*. W. H. Freeman, San Francisco. [12, 17]

Whittingham, L. A., P. D. Taylor, and R. J. Robertson. 1992. Confidence of paternity and male parental care. *Am. Nat.* 139: 1115–1125. [14]

Wichman, H. A., L. A. Scott, C. D. Yarber, and J. J. Bull. 2000. Experimental evolution recapitulates natural evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 1677–1684. [8]

Wiens, J. J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: How the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16: 517–523. [14]

Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* 27: 17–26. [15]

Wilkins, A. S. 2002. *The Evolution of Developmental Pathways*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. [20]

Willig, M. R., D. M. Kaufman, and R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 273–309. [6]

Wilkinson, G. S. 1988. Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethol. Sociobiol.* 9: 85–100. [14]

Williams, E. E. 1972. The origin of faunas: Evolution of lizard congeners in a complex island fauna—a trial analysis. *Evol. Biol.* 6: 47–89. [6]

Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11: 398–411. [17]

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [11, 14, 17]

Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ. [17]

Williams, G. C. 1992a. *Gaia*, nature worship and biocentric fallacies. *Q. Rev. Biol.* 67: 479–486. [11]

Williams, G. C. 1992b. *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford University Press, New York. [11, 20]

Williston, S. W. 1925. *The Osteology of the Reptiles*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [5]

Wilson, A. C., S. S. Carlson, and T. J. White. 1977. Biochemical evolution. *Annu. Rev. Biochem.* 46: 573–639. [2, 22]

Wilson, A. M., and K. Thompson. 1989. A comparative study of reproductive allocation in 40 British grasses. *Functional Ecology* 3: 297–302. [17]

Wilson, D. S. 1983. The group selection controversy: History and current status. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 159–187. [11]

Wilson, D. S., and R. K. Colwell. 1981. The evolution of sex ratio in structured demes. *Evolution* 35: 882–897. [17]

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [14]

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [11]

Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, MA. [5, 7]

Wilson, E. O., F. M. Carpenter, and W. L. Brown Jr. 1967. The first Mesozoic ants. *Science* 157: 1038–1040. [4]

Wimsatt, W. C. 1986. Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction. In W. Bechtel (ed.), *Integrating Scientific Disciplines*, pp. 185–208. Martinus-Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands. [21]

Winter, K. U., A. Becker, T. Munster, J. T. Kim, H. Saedler, and G. Theissen. 1999. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 7342–7347. [20]

Wistow, G. 1993. Lens crystallins: Gene recruitment and evolutionary dynamism. *Trends Biochem. Sci.* 18: 301–306. [20]

Wistow, G., and J. Piatigorsky, J. 1988. Lens crystallins: The evolution and expression of proteins for a highly specialized tissue. *Annu. Rev. Biochem.* 57: 479–504. [20]

Wittkopp, P. J., B. K. Haerum, and A. G. Clark. 2004. Evolutionary changes in *cis* and *trans* gene regulation. *Nature* 430: 85–88. [20]

Woese, C. R. 2000. Interpreting the universal phylogenetic tree. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97: 8392–8396. [5]

Wood, B. A. 2002. Hominid revelations from Chad. *Nature* 418: 133–135. [4]

Wood, B. A., and M. C. Collard. 1999. The human genus. *Science* 284: 65–71. [4]

Wood, R. J. 1981. Insecticide resistance: Genes and mechanisms. In J. A. Bishop and L. M. Cook (eds.), *Genetic consequences of man made change*, pp. 53–96. Academic Press, London. [12]

Woodruff, R. C., H. Huai and J. N. Thompson, Jr. 1996. Clusters of identical new mutation in the evolutionary landscape. *Genetica* 98: 149–160. [8]

Wray, G. A., J. S. Levinton, and L. H. Shapiro. 1996. Molecular evidence for deep pre-Cambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274: 568–573. [5]

Wright, S. 1935. The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviations from an optimum. *J. Genet.* 30: 243–256. [10]

Wu, C.-I., and H. Hollocher. 1998. Subtle is nature: Differentiation and speciation. In D. J. Howard and S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*, pp. 339–351. Oxford University Press, New York. [16]

Wyatt, R. 1988. Phylogenetic aspects of the evolution of self-pollination. In L. D. Gottlieb and S. K. Jain (eds.), *Plant Evolutionary Biology*, pp. 109–131. Chapman & Hall, London. [17]

X

Xu, X., Z. Zhou, X. Wang, X. Kuang, F. Zhang, and X. Du. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421: 335–340. [4]

Xu, Z. P., I. Woo, H. Her, D. R. Beier, and R. L. Maas. 1997. Mouse *Eya* homologues of the *Drosophila eyes absent* gene require *Pax6* for expression in lens and nasal placode. *Development* 124: 219–231. [20]

Y

Yang, Z., and J. P. Bielawski. 2000. Statistical tests of adaptive molecular evolution. *Trends Ecol. Evol.* 15: 496–502. [19]

Yoder, A. B., M. M. Burns, S. Zehr, T. Delefosse, G. Veron, S. M. Goodman and J. J. Flynn. 2003. Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature* 421: 734–737. [6]

Yoo, B. H. 1980. Long-term selection for a quantitative character in large replicate populations of *Drosophila melanogaster*. I. Response to selection. II. Lethals and visible mutants with large effects. *Genet. Res.* 35: I. 1–17, II. 19–31. [13]

Z

Zahavi, A. 1975. Mate selection: A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205–214. [14]

Zeh, J. A. 2004. Sexy sons: A dead end for cytoplasmic genes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: S306–S309. [14]

Zeng, Z.-B., J. Liu, L. F. Stam, C.-H. Kao, J. M. Mercer, and C. C. Laurie. 2000. Genetic architecture of a morphological shape difference between two *Drosophila* species. *Genetics* 154: 299–310. [16]

Zhang, J., and D. M. Webb. 2003. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 8337–8341. [19]

Zhang, J., H. F. Rosenberg, and M. Nei. 1998. Positive Darwinian selection after gene duplication in primate ribonuclease genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 3708–13. [19]

Zhang, J., D. M. Webb and O. Podlaha. 2002. Accelerated protein evolution and origins of human-specific features: FOXP2 as an example. *Genetics* 162: 1825–1835. [8, 19]

Zhang, J., A. M. Dean, F. Brunet, and M. Long. 2004. Evolving protein functional diversity in new genes of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 16246–16250. [19]

Zhang, Z., P. M. Harrison, Y. Liu, and M. Gerstein. 2003. Millions of years of evolution preserved: A comprehensive catalog of the processed pseudogenes in the human genome. *Genome Res.* 13: 2541–2558. [19]

Zielenski, J., and L.-C. Tsui. 1995. Cystic fibrosis: Genotypic and phenotypic variations. *Annu. Rev. Genet.* 29: 777–807. [8]

Zouros, E. 1987. On the relation between heterozygosity and heterosis: An evaluation of the evidence from marine mollusks. In M. C. Rattazi, J. G. Scandalios, and G. S. Whitt (eds.), *Isozymes: Current Topics in Biological and Medical Research*, pp. 255–270. Alan R. Liss, New York. [12]

Zouros, E., K. Lofdahl, and P. A. Martin. 1988. Male hybrid sterility in *Drosophila*: Interactions between autosomes and sex chromosomes in crosses of *D. mojavensis* and *D. arizonensis*. *Evolution* 42: 1321–1331. [12]

Zuckerkandl, E., and L. Pauling. 1965. Evolutionary divergence and convergence of proteins. In V. Bryson and H. J. Vogel (eds.), *Evolving Genes and Proteins*, pp. 97–166. Academic Press, New York. [2] Numbers in *italic* indicate information in an illustration or illustration caption.

Dizin

İtalik yazılmış sayılar çizimlerdeki veya çizim altyazılarındaki bilgiyi belirtmektedir.

A

B

C

D

E

F

G

J

K

L

M

Q

R

S

T

Z

Kitap Hakkında

Editör: Andrew D. Sinauer

Proje Editörü ve Grafik Tasarımı: Carol J. Wigg

Yeniden Gözden Geçirme Koordinatörü ve Akademik İrtibat: Susan McGlew

Baskı Editörü: Norma Roche

Fotoğraf Araştırma: David McIntyre

Üretim Yönetmeni: Christopher Small

Kitap Tasarımı ve Sayfa Düzenlemesi: Jefferson Johnson

Kapak Tasarımı: Jefferson Johnson

Resimleme Programı: Elizabeth Morales

Dizin: Acorn Dizinleme

Kitap ve Kapak Üretimi: Courier Companies, Inc.

ÇEVİRİ KURULU

Prof. Dr. Aykut KENCE, Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK

Doç. Dr. Meral KENCE, Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Doç. Dr. Sevinç ...

Doç. Dr. Can C. BİLGİN

Prof. Dr. A. Nihat BOZCUK

Prof. Dr. Şükran ÇAKIR

Prof. Dr. Mehmet ÇALIŞKAN

Yrd. Doç. Dr. A. Elif ERSON

Prof. Dr. Nihal ERTAN

Dr. ... GÜR

Prof. Dr. Kamil IŞIK

Yrd. Doç. Dr. ... KARA

Prof. Dr. Aykut KENCE

Doç. Dr. Meral KENCE

Prof. Dr. Nurdan ÖZER

Doç. Dr. Ergi Deniz ÖZSOY

Doç. Dr. Ayhan ŞOL

Prof. Dr. Elif YEŞİLADA

Dr. Nedim YILMAZER

Doç. Dr. Selçuk YURTSEVER

PALME

YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.

Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 18/A Sıhhiye-ANKARA

Tel: 0.312-433 37 37 • Fax: 0.312-433 52 72

İngilizce-Türkçe Terimler Dizini

A

adaptation; uyarlanma
adaptive peak uyarlanma doruğu
adaptive radiation; uyumsal yayılım
adaptive zone; uyumsal bölge
additive effect; birikimsel etki
additive genetic variance; birikimsel genetik değişkenlik
allopatry; ayrı yurtluluk
allopolyploid; ayrı çok takımlı
altruism; özgecilik
aneuploid; takım sayısı bozukluğu
antanogonistic selection; zıt seçilim
apomixis; apomixis
apomorphic; apomorfik
aposematic; uyarım
artificial selection; yapay seçilim
asexual; eşeysiz
assortative mating; çeşidine uygun eşleşme
autopoliploid; ayrıtakımlı
autosome; otozom

B

background extinction; arka plan yokoluşu
background selection; arka plan seçilimi
balanced selection; dengeli seçilim
biogeography; biyocoğrafya
biological species; biyolojik tür
bottleneck; darboğaz

C

Canalization; kanalizasyon
carrying capacity; taşıma kapasitesi
category; kategori
character displacement; özellik yer değişimi
character; özellik
character state; özellik durumu
chronospecies; kronotür
cis-regulatory; öğe sis-düzenleyici öğe
clade; dal
cladistic; kladistik
cladogenesis; kladogenez
clone; klon
coadapted gene pool; birlikte uyum gösteren genlerden oluşan gen havuzu
coalescence; geçmişte birleşim
coevolution; birlikte-evrim
commensalism; eşitsiz ortaklık
common garden; ortak bahçe
comparative method; karşılaştırmalı yöntem
compartment; bölme
competition; çekişme
competitive exclusion; çekişme sonucu dışlama
concerted evolution; uyumlu evrim
conspecific; aynı türden
convergent evolution; benzeştirici evrim, yakınlaştırıcı evrim
co-option; ayrı işlevin kazanılması
correlation; korelasyon
cost; bedel
creationism; yaratılışçılık
C-value paradox; C-değeri çelişkisi

D

Deme; birim toplum
demographic; demografik
density-dependent; yoğunluğa bağlı
deterministic; rastgele olmayan
differential gene expression; farklılaşmış gen anlatımı
diploid; çift takımlı
direct development; doğrudan gelişim
directional selection; yönlü seçilim
dispersal; yayılım
disruptive selection; çeşitlendirici seçilim
divergence; evrimsel ayrılma
diversification; çeşitlendirme
domain; domain
duplication; İkilenme

E

ecological niche; ekolojik niş
ecological release; ekolojik salım
ecotype; ekotip
effective population size; geçerli toplum büyüklüğü
ekzon shuffling; ekzon karılması
endemic; endemik
enhancer; artırıcı
environment; çevre
environmental variance; çevresel çeşitlilik
equilibrium; denge
essentialism; özcülük
evolutionarily stable strategy. ESS; evrimsel olarak kararlı strateji
evolutionary grades; evrimsel basamaklar
evolutionary reversal; evrimsel geri dönüş
evolutionary synthesis; evrimsel sentez

evolution; evrim
exaptation; ekzaptasyon
exon; ekzon

F

Fecundity; doğurganlık
fitness; uyum başarısı, başarım
fixation; kalıtsal sabitlenme
founder effect; kurucu etkisi
frameshift mutation; çerçeve mutasyonu
frequency; gen sıklığı
frequency-dependent selection; sıklığa bağlı seçilim
function; İşlev

G

Gen; gene
gene complex; bileşik gen
gene conversion; gen dönüşümü
gene duplication; gen ikilenmesi
gene family; gen ailesi
gene flow; gen akışı
gene pool; gen havuzu
gene tree; gen ağacı
genetic conflict; genetik çatışma
genetic correlation; genetik korelasyon
genetic distance; genetik uzaklık
genetic drift; genetik sürüklenme
genetic load; genetik yük
genetic variance; genetik değişim.
genic selection; gen seçilimi
genome; genom
genotype environment interaction; genotip x çevre etkileşimi
genotype; genotip
geographic variation; coğrafi değişkenlik
gradualism; yavaş evrimleşme
group selelection; grup seçilimi

H

habital selection; yaşam alanı seçimi
haploid; tek takımlı
haplotype; haplotip
Hardy-Weinberg principle; Hardy-Weinberg ilkesi
heritability; kalıtsallık
heterochrony; heterokroni
heterokaryotype; heterokaryotip
heterozigotluk; heterozygosity
heterozygot; ayrı alelli
heterozygous advantage; heterozigot üstünlüğü
hitchhiking; iliştirilerek yolculuk, otostop
homeobox; homeokutu
homeotic mutation; homeotik mutasyon
homokayotype; Homokaryotip
homonymus; eşadlı
homoplasy; homoplasi
homozygous; aynı alelli
horizontal transmission; yatay taşınım
Hox genes; Hoks genleri
Hybrid; melez
hybrid zone; melez bölgesi
hypermorphosis; hipermorfoz

I

Inbreeding; yakın çiftleşmesi
identical by descent; türeme yoluyla özdeş
inbreeding depression; kendileşme çöküntüsü
inclusive fitness; kapsayıcı başarım
indirect development; doğrudan olmayan gelişim
individual selection; birey seçilimi
interaction; etkileşim
interdemic selection; birim toplum arası seçilim
intrinsic rate of natural increase; doğal artışın gerçek hızı
introgresson; gen sızması
intron; intron
inversion; ters dönme
isolation mechanism, istolation barrier; yalıtım mekanizması, yalıtım engeli
iteroparaus; çok kez üreyen

K

Karyotype; karyotip
kin selection; yakın seçilimi

L

Lamarkism; Lamarkçılık
lethal alel; ölümcül alel
lineage sorting; hat ayrışımı
lineage; soy hattı
linkage; bağlantı
linkage equilibrium; bağlantı dengesi
locus; lokus
logistic equation; lojistik denklem

M

Macroevolution; büyük ölçekli evrim
mass extinction; kitlesel yok oluş
maximum parsimony principle; en yalının yeğlenmesi ilkesi
mean fitness; ortalama başarım
mean; ortalama
meiotic drive; indirgemeli bölünme itkisi
metapopulation; metatoplum
microevolution; küçük ölçekli evrim
microsatellite; mikrosatelit
migration; göç
mimicry; öykünmeci korunma
modern synthesis; modern sentez
modularity; birimsellik
moleküler clock; moleküler saat
monomorfic; monomorfik
monophyletic; tek kökenli
mosaic evolution; mozaik evrim
mutation; mutation
mutational variance; mutasyon değişkenliği
mutualism; karşılıklı ortaklık

N

natural selection; doğal seçilim
neo-Darwinism; yeni Darwincilik
neofunctionalization; yeni işlev kazanma
neoteny; erken erginlik
nonsynonymous substitution; eşanlamlı olmayan yerini alma
norm of reaction; tepki ölçüsü
normal distribution; normal dağılım
nötral allel; yansız alel
nucleotide substitution; nükleotit yer değişimi

O

Ontogeny; gelişim
organism; canlı

orthologous; ortolog
outcrossing; dış döllenme
outgroup; dış grup
overdominance; üstbaskınlık

P

paedomorphosis; pedomorfoz
panmixis; panmiksis
parallel evolution; koşut evrim
paralogous; paralog
parapatric; komşu yurtlu
paraphyletic; komşu kökenli
parsimony; tutumluluk
parthenogenesis; partenogenez
PCR, polymerase chain reaction PZR; polimeraz zincir tepkimesi
peak shift; doruk kayması
peripatric; çevre yurtlu
peripatric speciation; çevre yurtlu türleşme
phenetic; fenetik
phenotype; fenotip
phenotypic plasticity; fenotipik esneklik
phylogenetic species; concept filogenetik tür
phylogeny; filogeni
planktonic; planktonik
pleiotropy; pleiotropi
ploidy; takımlılık
polygenic character; poligenik özellik
polymorphism; çeşitlilik
polyphenism; polifenizm
polyphyletic; çok kökenli
polyploid; çok takımlı
population genetics; toplum genetiği
population; toplum
positive selection; olumlu seçilim
postzygotic isolation; zigot sonrası yalıtım
preadaptation; ön uyum
prezygotic isolation; zigot öncesi yalıtım
primordium; primodiyum
processed pseudogene; işlenmiş sözdegen
progenesis; progenez
promoter; promotör
provinciality; bölgesellik
pseudogene; sözdegen
punctuated equilibrium; kesintili denge
purifying selection; arıtıcı seçilim
QTL, quantitative trait locus or loci; nicel özellik lokus(lar)u
quantitative trait; nicel özellik

R

Race; ırk
random genetic drift; bkz. genetik sürüklenme. rasgele genetik sürüklenme
recruitment; katılma
recurrent mutation; yinelenen mutasyon
refugia; sığınak
regression; regresyon
reinforcement; güçlendirme
relative fitness; göreli başarım
relict species; artık tür
reporter gene; raportör gene
reproductive effort; üreme çabası
response to selection; seçilime yanıt
restriction enzyme; diziye özgü DNA kesim enzimi

S

Saltation; sıçrama
scala naturae; doğa dizisi
selection coefficient; seçilim katsayısı
selection; seçilim
selective advantage; seçilim yararı
selective sweep; seçilim temizliği
selfing; kendini dölleme
semelparaous; tek kez üreyen
semispecies; yarı tür
serial homology; sıralı benzeşiklik
sex-linked; eşeye bağlı
sexual reproduction; eşeyli üreme
sexual selection; eşeysel seçilim
sibling species; kardeş tür
sister taxa; kardeş taksonlar
speciation; türleşme
species selection; tür seçilimi
species; tür
stability; kararlılık
stabilizing selection; dengeleyici seçilim
standart deviation; standart sapma
stasis; durgunluk
stochastic; stokastik, rasgele
stratum; katman
substitution; yerini alış
superspecies; üsttür
symbiosis; ortak yaşam
sympatric; aynı yurtlu
synapomorphy; paylaşılan türemiş özellik
synonymous substitution; eşanlamı yerini alış

T

target gene; hedef gen
taxon; takson
teleoloji; erek bilim
territory; savunulan alan
trade-off; değiş-tokuş
tranlocation; yer değiştirme
transcription factor; yazılım etmeni
transition; transisyon
transposable elements; hareketli kalıtsal öğe, yer değişrirebilen kalıtsal öğe
transversion; transversiyon

U

unstable equilibrium; kararsız denge
variance; değişke
vertical transmission; dikey taşınım
vestigial; artakalan
viability; yaşayabilirlik
vicariance; toplumsal yalıtım
vicariance; toplumsal yalıtım
virulence; virülans, zararlılık

W

wild-type; yabanıl tip

Y

zygote; zigot

Terimler Sözlüğü

Bu sözlüğün içinde yer alan çoğu terim, bu kitabın içinde birkaç ya da çoğu yerde görülmektedir. Sözlükte geçiş anlamıyla ya da birden fazla anlamı olan [illegible] kullanılan çoğu terim burada verilmemiştir.

A

alel sıklığı (allele frequency) Bir gen topluluğundan rastgele örneklendiğinde bir alelin bulunma olasılığı; aynı zamanda **gen sıklığı** olarak anılır.

apomiksis (apomixis) [illegible] ya da eşeysel gelişmeden bütün [illegible] olmayan bir ya da daha fazla hücreden bir bireyin partenogenetik olarak gelişmesi.

apomorfik (apomorphic) Atasal bir öncülden türeyen ve farklı olan bir özellik ya da özellik durumuna göre türemiş bir özellik ya da özellik durumuna sahip olan.

arıtıcı seçilim (purifying selection) Bir toplumdan zararlı alellerin elenmesi [illegible]. Bkz. olumsuz seçilim.

arka plan seçilimi (background selection) Genomun bir bölgesindeki zararlı mutasyonların elenmesi düşük düzeylerde nötr mutasyon dizi değişkenliğini açıklayabilir.

arka plan yokoluşu (background extinction) Taksonların, kısa dönemde çok yüksek oranda görülen kitlesel yokoluşların tersine uzun dönemde izlenen sabit [illegible] oranda yok olması.

artakalan (vestigial) Bir arada daha ayrıntılı, işlevsel özellik durumundan evrimsel indirgeme sonucunda ilkel duruma dönüşmüş olan.

artık tür (relict species) "geride bırakılmış" bir tür örneğin, yok olan bir grubun geride kalan türü. Bazen, tüm yayılış bölgesinde yok oluşundan sonra belirli bir yerde kalmış bir tür ya da toplum.

artırıcı (enhancer) Bir genin yazılımını etkileyerek artıran DNA dizisi.

aynı alelli (homozygous) Bir lokusta aynı alelin kopyalarını taşıyan birey.

aynı türden (conspecific) Aynı türe ait olan.

aynı yurtlu (sympatric) Çiftleşerek üreme fırsatı olan ve aynı coğrafi bölgede bulunan iki tür ya da toplum.

[illegible] (autopolyploid) Aynı ayrı kromozom takımlarının aynı türden elde edildiği bir çok takımlı.

ayrı alelli (heterozygous) Bir lokusta farklı aleller taşıyan birey.

ayrı çok takımlı (allopolyploid) Çeşitli kromozom takımlarından her birinin farklı türlerden alan bir çok takımlı (poliploid).

ayrı işlevin kazanılması (co-option) İlk olarak amaçlananın dışında, bir gen, bir doku, ya da bir yapı için yeni bir işlevin evrimi.

ayrı yurtluluk (allopatry) Bir tür ya da toplumun, diğer bir tür ya da toplumdan farklı bir coğrafi bölgede bulunmasına ilişkin.

B

bağlantı (linkage) Farklı gen lokuslarının aynı kromozom üzerinde bulunması; yalnız, genler birbirine çok yakın konumlandıkları zaman, iki gen de ayrılmadan kalıtıldıklarında lokuslar işlevsel bağlantı gösterir.

bağlantı dengesi (linkage equilibrium) İki ya da daha çok sayıda gen lokusunun her birinin kendi sıklıkları ile kestirilebilir sıklıkta birliktelik göstermeleri.

başarım Bkz. uyum başarısı

bedel (cost) Uyum başarısında bir artışa, diğer bir deyişle ortamın yaratma neden olan bir özelliğin bağlantılı etkisi ile başarımda bir azalma.

bencil DNA (selfish DNA) Kendini eşleme yetisi olan ya da diğer kendini eşleyen öğeler yoluyla çoğalabilen, içinde bulunduğu canlı için hiçbir işlevi olmayan ya da zararlı olabilen DNA dizisi.

benzeşirici evrim (convergent evolution) Ayrı evrimsel soy hatlarında, genellikle farklı öncül özelliklerden ya da ayrı gelişimsel yolaklardan benzer özelliklerin bağımsız olarak evrimi. Yakınlaşarak evrim.

bileşik gen (gene complex) Aynı ailenin üyesi olan iki ya da daha çok genden oluşan grup; çoğu zaman bu gruptaki genler genomda, birbirlerinden şifrelemeyen genler arası DNA ile ayrılmış biçimde ardarda bulunurlar.

bir genin diğerinin yerini alması (substitution) Evrimsel zaman içinde, bir toplum ya da türdeki bir alelin ya da onun ürettiği proteinin bir diğerinin tamamen yerini alması.

birey seçilimi (individual selection) Bir toplumda gelecek kuşaklara katkı açısından farklı genotipler (ya da fenotipler arasında) rasgele olmayan farklılıklara bağlı bir doğal seçilim biçimi.

gen seçilimi, doğal seçilime de bakınız.

birikimsel etki (additive effect) Bir alelin homozigotları ile bir diğer alelin homozigotları arasındaki fenotipik farkın yarısı olarak ölçülen bir alelin bir özellik üzerindeki etkisinin ölçüsü.

birikimsel genetik çeşitlilik (additive genetic variance) Bir özellikte, alellerin birikimsel etkisine atfedilen genetik çeşitliliğin öğesi. Birikimsel genetik değişkenlik.

birim toplum (deme) Genellikle rastgele çiftleşmelerin olduğu, belirli bir yerdeki küçük bir toplum.

birim toplum arası seçilim (interdemic selection) Bir türde toplumlar arasında grup seçilimi.

birimsellik (modularity) Bir canlının birim vücut kısımlarının, birbirinden bağımsız olarak gelişme ve evrimleşme yeteneği; farklı gelişim evrelerinde ve farklı dokularda, gelişimsel gen ve yolakların bağımsız olarak düzenlenme yeteneği.

birlikte uyum gösteren genlerden oluşan gen havuzu (coadapted gene pool) Birbirleriyle uyumlu etkileşim içinde bulunan genlerin seçilmesiyle oluşan gen havuzu.

birlikte-evrim (coevolution) Tam olarak, her bir türün diğeri tarafından oluşturulan seçilim baskısına yanıt olarak evrimleştiği iki (ya da daha çok) ekolojik etkileşim gösteren türün birlikte evrimi. Bazen bir türün diğer bir türle etkileşimi sonucu evrimleşmesi ya da sadece ekolojik olarak ilişkili türlerin birlikte ayrılmalarının geçmişi anlamına da kullanılır.

biyocoğrafya (biogeography) Canlıların coğrafi dağılımını çalışan bilim dalı.

biyolojik tür (biological species) Üreme yoluyla gerçekte ya da potansiyel olarak genlerin alınıp verildiği, diğer benzer gruplarla üreme yalıtımı gösteren bir toplum ya da bir grup toplum.

bölgesellik (provinciality) Bir biyotanın taksonomik bileşiminin ana coğrafi bölgeler arasında farklılaşma düzeyi.

bölme (compartment) Çoğu zaman ayrı bir gelişim birimi olarak davranan ve gelişmekte olan bir organın ya da yapının ayrı bir kısmını oluşturan aynı atasal hücreden türemiş birbirine komşu olan bir grup hücre. Bir bölmenin hücreleri, genellikle diğer bölmelerin hücreleri ile karışmazlar.

büyük ölçekli evrim (macroevolution) Genellikle, değişmiş bir soy hattını ve ondan türeyenleri belirgin bir cins ya da daha yüksek bir taksona koymaya yetecek kadar önemli fenotipik farklılıkların evrimi anlamına gelen belirsiz bir terim. *krş.* **küçük ölçekli evrim.**

C

canlı (organism) Genellikle bu kitapta, bir türe ait bir birey anlamında kullanılır.

C-değeri çelişkisi (C-value paradox) Ökaryot genomunun DNA içeriği ile bir canlının fenotipik karmaşıklığı arasında bir korelasyonun bulunmaması (diğer bir deyişle, bir bitki gibi daha az karmaşık olan bir canlının, bir insan gibi daha çok karmaşıklıktaki bir canlıya göre çok daha fazla DNA içermesi). Çelişki, genomdaki şifrelemeyen, yinelenen DNA dizilerinin miktarıyla açıklanmaktadır.

coğrafi çeşitlilik (geographic variation) Bir türün farklı uzamsal konumlardaki toplumları arasında gozlenen farklar. Coğrafi değişkenlik.

Ç

çekişimsel dışlama (competitive exclusion) Bir türe ait bir toplumun diğer bir türle çekişme sonucu yok olması.

çekişme (competition) Kaynakların, bir türün ya da farklı türlerin bireyleri tarafından kullanılması sonucu diğerlerinin bu kaynaklardan yoksun kaldığı bireyler arası bir etkileşim.

çerçeve mutasyonu (frameshift mutation) Baz çiftlerinin çevrilen bir DNA dizisinde bir ekleme ya da eksilme sonucu okuma çerçevesinin değişmesi, dolayısıyla genin ürünlerinde izleyen bölümlerde çoklu değişimler oluşması.

çeşidine uygun eşleşme (assortative mating) Fenotipe dayanan rasgele olmayan eşleşme; genel olarak pozitif çeşidine uygun eşlemeye, bir bireyin kendi fenotipindeki bireylerle eşleşmesi eğilimi.

çeşitlendirici seçilim (disruptive selection) İki ya da daha fazla tepe değerinde fenotipin seçildildiği ve bu değerler arasındaki değerlere karşı seçilimin olduğu seçilim. **bölücü seçilim.**

çeşitlendirme (diversification) Genellikle fenotipik özelliklerde ayrılmanın eşlik ettiği, tür sayısındaki evrimsel bir artış.

çeşitlilik (polymorphism) Bir toplumda iki ya da daha çok genetik ya da fenotipik çeşide sahip olma durumu. En az gözlenen çeşidin sıklığının %1 ya da %5 gibi bir alt sınırın üstünde olması gerekir ve oluşan mutasyonlar tarafından sürdürülemez.

çevre (environment) Bir canlı toplumunu, bir canlıyı ya da canlının genlerinin anlatımını etkileyebilen fiziksel, kimyasal ve biyolojik etkenlerin tümü; daha genel olarak, ilgili nesnenin dışında olan herhangi bir şey. Böylece canlıda bulunan diğer genler, bir genin çevresinin parçası olabilir ya da toplumdaki diğer bireyler, bir canlının çevresinin parçası olabilir.

çevre yurtlu (peripatric) Atasal bir toplumun coğrafi olarak çevresinden ayrılan ve genetik olarak yalıtılan küçük toplumları nitelendirmede kullanılan terim.

çevre yurtlu türleşme (peripatric speciation) Genetik sürüklenme ve doğal seçilimin etkileşimiyle, bir türün coğrafi olarak çevresinde konumlanan küçük yalıtılmış toplumlardan yeni türlerin oluşumu.

çevresel çeşitlilik (environmental variance) bireyler arasında, genetik çeşitlilikten daha çok çevresel çeşitliliğin neden olduğu fenotipik bir özelliğin çeşitliliği.

çift takımlı (diploid) Birbirini tamamlayan iki kromozom takımına ilişkin. Aynı zamanda **tek takımlı** (haploit) ve **çok takımlı**ya (polyploit) da bakınız.

çok kez üreyen (iteroparaus) Bireylerin bir kezden daha çok yavruladığı yaşam öyküsüne ilişkin. *krş.* **semelpar.**

çok kökenli (polyphyletic) Üyeleri birden çok atadan evrimleşen bir takson, filogenetik ağaç ya da gen ağacı; dolayısıyla, tek bir ortak ataya sahip olmayan üyelerden oluşmuş bir takson. *krş.* **tek kökenli.**

çok takımlı (polyploid) İkiden daha çok kromozom takımına sahip hücre ya da canlı.

D

darboğaz (bottleneck) Bir toplumun büyüklüğünde, şiddetli, geçici bir azalma

değişke (variance) σ^2, s^2 ve V simgeleriyle gösterilen gözlemlerin aritmetik ortalamadan sapışının karesinin σ^2 ortalaması; dolayısıyla, değişkenliğin bir ölçüsü. $s^2 = [\Sigma(x_i - \bar{x})^2]/(n - 1)$, ortalama ve n, gözlem sayısı.

demografik (demographic) Doğum, ölüm, yayılım gibi bir toplumun büyüklüğünü değiştiren süreçlere ilişkin.

denge (equilibrium) Değişmeyen bir durum, toplum büyüklüğü ya da kalıtsal bileşimde olduğu gibi. Aynı zamanda, bu durumun görüldüğü (örn. toplum büyüklüğü ya da alel sıklığı gibi) değer.

dengeleyici seçilim (stabilizing selection) Özelliğin optimum değerinden her iki yönde de sapan fenotiplere karşı seçilim.

dengeli seçilim (balanced selection) Bir toplumdaki bir lokusta genetik çeşitliliği koruyan bir doğal seçilim biçimi.

dış döllenme (outcrossing) Başka genetik yapıdaki bir birey ile çiftleşme. *krş.* **kendini dölleme**

dış grup (outgroup) Birbirlerinden ayrılmadan önce bir grup taksondan ayrılan bir takson.

dikey aktarım (vertical transmission) *bkz.* **yatay aktarım.**

diziye özgü DNA kesim enzimi (restriction enzyme) Çift iplikçikli DNA'yı özel kısa nükleotit dizilerinden kesen enzim. Bir toplumdaki genetik çeşitlilik, kesim enzimi uygulandıktan sonra DNA dizi uzunluklarında, ya da **diziye özgü parça uzunluğu çeşitliliği**ne neden olur.

doğa dizisi (scala naturae) doğadaki dizi ya da büyük varoluş zinciri; aşağıdan yukarıya tüm canlıların sıralı bir dizi biçiminde yaratıldığını savunan evrim öncesi kavram.

doğal artışın gerçek hızı (intrinsic rate of natural increase) Büyümesi toplum yoğunluğun olumsuz etkisiyle düşmeyen kararlı yaş dağılımına sahip bir toplumun bir birey başına artış potansiyeli.

doğal seçilim (natural selection) Bir canlı toplumunda bir ya da daha çok özellikte farklı olan bireylerin, farklı yaşama ve/ya da üreme şansları. Darwin'in evrim kuramına göre iklim, besin, yarışım, çekişim vb. koşullara uyum sağlayabilenlerin varlıklarını sürdürmesi, uyamayanların ise elenmesi. **genik seçilim, bireysel seçilim, yakın seçilimi, grup seçilimi**'ne de bakınız.

doğrudan gelişim (direct development) Ara kurtçuk döneminin atlandığı ve gelişimin dölet evresinden ergin evresine doğrudan ilerlediği bir yaşam öyküsü.

doğrudan olmayan gelişim (indirect development) Dölet ile ergin evreleri arasında bir kurtçuk evresi olan bir yaşam öyküsü.

doğurganlık (fecundity) Bir bireyin oluşturduğu eşey hücresi (genellikle yumurta) sayısı.

domain (domain) Diğer bölgelerden bağımsız olarak özel bir üç boyutlu yapıya katlanabilen göreceli küçük bir protein ya da 100 ya da daha az amino asitten oluşan modül.

doruk kayması (peak shift) Düşük ortalama başarım durumlarından geçerek alel sıklıklarının bir yerel en yüksek ortalama başarımından diğerine değişmesi.

durağanlık (stasis) Evrimsel zamanın kimi döneminde bir ya da daha çok özellikte evrimsel değişimin yokluğu.

durgunluk *bkz.* **durağanlık.**

E

ekolojik niş (ecological niche) Bir türün ya da toplumun varlığını sürdürebildiği ilgili tüm çevresel değişkenler bileşimi aralığı. Sıkça bir türün ekosistemdeki rolü ya da yararlandığı kaynakları tanımlamak için de kullanılır.

ekolojik salım (ecological release) Diğer türlerle çekişme baskısı azaldığında bir toplumun nişinin (yaşam alanlarının ya da kullanılan kaynakların) genişlemesi.

ekotip (ecotype) Bir türün yerel bir çeşit olarak bulunan genetik olarak belirlenen bir fenotipi.

EKS *bkz.* **evrimsel olarak kararlı strateji.**

ekzaptasyon (exaptation) bir gen, doku yapının işlevinin ilk olarak uyarlanmış olduğu işlevin dışında evrimleşerek işlev kazanması; önceden uyumsal olmayan bir özelliğin, uyma yönelik olarak kullanılması anlamında da kullanılır.

ekzon (exon) bir genin, polipepeptide (protein) çevrilen parçası. *Krş.* **İntron**

ekzon karılması (ekzon shuffling) Önceden var olan genlerin birleştirilmesiyle yeni genler oluşturulması. Gen devşiriminin klasik modeli, ekzonların arasında bulunan intronlarda oluşan yeni bileşimler yoluyla yeni ekzonların yaratılmasıdır; bununla birlikte, *ekzon karılması*, ekzonların, önceden var olan genlerin içine yeniden taşınması ile de olabilir.

en yalının yeğlenmesi ilkesi (maximum parsimony principle) Gözlemleri, kanıtı olmayan en az sayıda ya da en basit varsayım gerektiren hipotezle açıklama ilkesi; sistematikte, filogenetik ilişkileri belirlemek için en az sayıda evrimsel değişimi gerektiren ilke.

endemik (endemic) Dağılımı belirli bir bölgeyle sınırlanmış bir türe ilişkin.

epistaz (epistasis) İki ya da daha fazla lokus arasındaki etkileşimin bir fenotip ya da uyum üzerindeki etkisi ki lokusların birleşik etkisi, lokusların ayrı ayrı etkilerinin toplamından fazladır.

erek bilim (teleoloji) Doğal olayların ya da nesnelerin amaçları olduğu ve amaçlarıyla açıklanabildiği yolundaki inanç.

erken erginlik (neoteny) Hemen hemen tüm somatik özellikleri yavrusal olan ve cinsel olarak ergin bireylere yol açan cinsel erginleşmeye göre bazı ya da tüm somatik özelliklerin geri kaldığı eş zamanlı olmayan gelişim. neoteni.

eş gelişim *bkz.* **homoplasi.**

eşadlı (homonymous) Dişler ya da kıllar gibi vücudun bir bölümünde tekrar tekrar görülen biyolojik özelliklere ilişkin.

eşanlamlı yerini alış (synonymous substitution) Bir genin protein ürününde amino asit değişikliğine neden olmayan bir baz çiftinin sabitlenmesi; sessiz **yerini alış** da denir. *krş.* **eşanlamlı olmayan yerini alış.**

eşanlamlı olmayan yerini alış (nonsynonymous substitution) Bir toplumda ya da türde protein ürününde bir amino asitin yerini başka amino asitin almasına neden olan DNA'da bir baz çifti değişimi.

eşeye bağlı (sex-linked) Eşey kromozomlarından biri tarafından taşınan bir gene ilişkin; bazan fenotipik olarak her iki eşeyde de gözlenir.

eşeyli üreme (sexual reproduction) Bir zigot oluşturulmasında eşey hücresi kaynaşması ve indirgemeli hücre bölünmesi sonucu eşey hücresi oluşturulması arasında düzenli değişimin olduğu üreme şekli.

eşeysel seçilim (sexual selection) Eş edinme yeteneğindeki çeşitlilik sonucu farklı üreme.

eşeysiz (asexual) İndirgemeli hücre bölünmesi(mayoz) ya da singamiyi gerektirmeyen üremeye ilişkin.

eşitsiz ortaklık (commensalism) Bir türün diğerinden yararlandığı, fakat diğerinin çok az etkilendiği türler arası ekolojik bir ilişki.

etkileşim (interaction) Tam olarak bir sonucun nedensel etkenlerin bileşimine bağlı olması, öyleki sonuç etkenlerin ayrı ayrı etkileri düşünüldüğünde kestirilemez. **genotip × çevre etkileşimine** de bakınız.

evrim (evrim) Geniş anlamda, bir ya da daha çok özelliğin farklı durumlarına sahip varlıkların kökeni ve zamanla bu varlıkların oranlarındaki değişimler. Organic evrim ya da biyolojik evrim, zaman içinde kalıtsal olarak bir ya da daha çok özellik bakımından farklı olan bireylerin oranındaki değişimler. Değişerek türeme.

evrimsel ayrılma (divergence) Soyhatları arasında bir ya da daha çok özellik için artan farkların evrimi.

evrimsel basamaklar (evolutionary grades) Aynı yönde ileriye doğru evrim gösteren, diğer türlere göre tipik olarak parafiletik bir grup oluşturmuş ve bir ya da daha çok özellikte aynı özellik durumuna evrimleşmiş bir tür topluluğunun gösterdiği aşamalar.

evrimsel geri dönüş (evolutionary reversal) Bir özelliğin türemiş durumundan, evrimdeki önceki durumuna benzer bir duruma doğru evrimleşmesi.

evrimsel olarak kararlı strateji (evolutionarily stable strategy, ESS) Öyle bir fenotip ki eğer toplumdaki hemen hemen tüm bireyler bu fenotipe sahipse, hiçbir değişik fenotip toplumu ele geçiremez ya da bu fenotipin yerine geçemez.

evrimsel sentez (evolutionary synthesis) Darwin kuramının, modern genetiğin buluşlarıyla uzlaştırılması sonucu rasgele mutasyon, seçilim, genetik sürüklenme ve gen alışverişinin etkileşimini vurgulanmasıyla ortaya çıkan bir kuram; **modern sentez** de denilir.

evrimsel yayılım *bkz.* **uyumsal yayılım**

F

farklılaşmış gen anlatımı (differential gene expression) Bir genin şifrelediği proteini anlatımında zaman, yer ve/ya da nicelik yönünden farklılıklar. Farklılaşmış gen anlatımı, türler arası, gelişim evreleri ya da belirli hücrelerin fizyolojik durumları arasındaki farkları kapsar; morfolojik değişimlerin önemli bir etkeni olduğuna inanılır.

fenetik (phenetic) Fenetik sınıflandırmada olduğu gibi fenotipik benzerliğe ilişkin.

fenotip (phenotype) Genotip ya da çevreye bağlı olarak bir canlıda gözlenen özellikler.

fenotipik esneklik (phenotypic plasticity) Çevreye bağlı olarak, bir canlının bir çok fenotipik durumlardan birini geliştirme yetisi; genellikle bu yetinin uyumsal olduğu varsayılır.

filogenetik tür (phylogenetic species) Ata döl ilişkisine sahip olan, diğer kümelerden tanılanabilecek bir biçimde ayrılabilen, temel bir canlı kümesi.

filogeni (phylogeny) Bir türün ya da taksonların, aralarındaki türeyiş ilişkilerini de kapsayan, evrimsel geçmişi. Bir yaşam ağacı; ideal olarak atasal ilişkilerin bir resmini yansıtan bir çizenek.

G

geçerli toplum büyüklüğü (effective population size) Gerçek bir toplumun geçerli büyüklüğü tüm bireylerinin gelecek kuşaklara eşit olarak katkıda bulunduğu ideal bir toplumdaki bireylerin sayısına eşittir. Geçerli toplum büyüklüğü gerçek bir toplumda gözlenen genetik sürüklenme hızını yaratır.

geçmişte birleşim (coalescence) Geriye dönük bir bakışla, bir ya da daha çok toplumdaki gen kopyalarını tek bir atasal gen kopyasından türetme(şu andan geçmişteki bir ana dönerek)

gelişim (ontogeny) Bir bireyin döllenmiş bir yumurtadan ölümüne kadar geçirdiği evreler.

gen ağacı (gene tree) Gen kopyalarının daha önceki kuşaklardaki atasal gen kopyalarından türeyişini gösteren bir çizim.

gen ailesi (gene family) Ortak atasal bir diziden türemiş olan iki ya da daha çok benzer nükleotit dizisi.

gen akışı (gene flow) Farklı toplumlardan genlerin bir toplumun gen havuzuna katılması. Gen alışverişi

gen dönüşümü (gene conversion) DNA bilgisinin bir genden diğerine tek yönlü olarak aktarılmasına yol açan bir süreç. Tipik bir dönüşüm olayında, bir gen ya da genin bir parçası bu lokustaki diğer lokusun DNA dizisini (lokus içi ya da alel içi dönüşüm) ya da aynı diziler, farklı , genellikle paralogus (lokuslar arası dönüşüm) bir lokusun DNA dizisini edinir. Gen dönüşümünün bir sonucu, bir gen ailesi içinde dizilerin homojenleştirilmesidir.

gen havuzu (gene pool) Eşeysel olarak çoğalan bir toplumda genlerin tümü.

gen ikilenmesi (gene duplication) Önceden var olan genlerin kopyası olarak yeni genlerin ortaya çıkması. Sonuç bir gen ailesi olabilir.

gen seçilimi (genic selection) Tek bir genin seçilim birimi olduğu bir seçilim biçimi, öyleki seçilimin sonucu farklı alellere verilen başarım değerleriyle belirlenir.

gen sıklığı (frequency) Belirli bir lokustaki bir alelin toplumdaki kopyalarının sayısının, aynı lokustaki tüm gen kopyalarının toplumdaki sayısına oranı. Alel sıklığı.

gen sızması (introgresson) Genlerin bir toplum ya da türden diğerine melezlenme ve geri çaprazlanma yoluyla devinimi; genomdaki bazı genlerde böyle devinimler olduğu, bazılarında ise olmadığı anlamına gelir.

gene (gen) kalıtımın işlevsel birimi. Karmaşık bir kavram.

genetik çatışma (genetic conflict) Genomdaki farklı lokuslara ait aleller arasındaki birbirinin karşıtı ilişkiler.

genetik değişim (genetic variance) Bir toplumda bireyler arasındaki kalıtsal çeşitlilik olarak ölçülen bir özelliğin değişimi.

genetik korelasyon (genetic correlation) Çok yönlü gen etkinliği (pleiotropi) ya da bağlantı dengesizliği nedeniyle iki ya da daha çok fenotipik özellik arasında korelasyon gösteren farklılıklar.

genetik sürüklenme (genetic drift) Bir toplumda iki ya da daha çok alel ya da genotipin sıklıklarındaki rasgele değişimler.

genetik uzaklık (genetic distance) Alel sıklıkları arasındaki farklılıklara dayanan toplumlar arasındaki genetik ayrılık düzeyinin çeşitli ölçütlerinden herhangi biri.

genetik yük (genetic load) En uyumlu genotipin başarımından daha düşük başarım gösteren genotiplerin varlığı sonucu bir toplumun ortalama başarımındaki herhangi bir azalma.

genom (genome) bir hücre ya da canlıdaki tüm DNA dizilerinin toplamı. Çekirdek genomu ile mitokondri ve plastitlerderdeki gibi organel genomu arasında bir ayrım yapılabilir.

genotip (genotype) bir canlı bireyi tarafından sahip olunan genler kümesi; çoğu zaman bireyin belirli bir lokusun ya da tartışmak üzere ayrılmış lokuslar kümesinin genetik bileşimi.

genotip × çevre etkileşimi (genotype environment interaction) Çevrenin farklı genotiplerin anlatımına etkisindeki farktan kaynaklanan fenotipik değişkenlik.

göç (migration) Kuramsal toplum genetiğinde, toplumlar arası gen alış-verişiyle eşanlamlıdır; diğer bağlamda, canlıların, gen alış-verişine yol açmayan, yönlü büyük ölçekli devinimi anlamında kullanılır.

göreli başarım (relative fitness) Çoğu zaman 1.0 olarak kabul edilen örnek bir başarımına göre bir genotipin başarımı.

grup seçilimi (group selelection) bireyler arasında olmaktan çok birey toplulukları arasında işleyen seçilim. Bireyler için yararlı özelliklerden daha çok, bir grup için gruplar arasındaki çekişmelerde yararlı özellikler oluşturan seçilim. **birim toplumlar arası seçilim, tür seçilimine** de *bkz*.

güçlendirme (reinforcement) Daha yüksek yalıtım için seçilim yoluyla toplumlar arasındaki üreme yalıtımını artışının evrimi.

H

haplotip (haplotype) Benzeşik dizilerde bir ya da daha çok baz çiftinde farklılık gösteren bir DNA dizisi.,

Hardy-Weinberg ilkesi (Hardy-Weinberg principle) Rasgele çiftleşen bir toplumda denge koşullarında bir lokusta beklenen genotip sıklıklarına ilişkin ilke. Bu ilke, toplum genetiğinin başlangıç noktasını oluşturur.

hareketli kalıtsal öğe (transposable elements) Kromozomda yer değiştirebilen DNA dizisi. Devinimli kalıtsal öğe.

hat ayrışımı (lineage sorting) Ortak bir atasal türden kalıtılan çeşitli gen hatlarını taşıyan türlerin herbirinde farklı bir tek gen hattının egemen olması; bu nedenle, ortak atadan kalıtılan parafiletik bir gen ağacından, her tür için monofiletik bir gen ağacının elde edilmesi.

hedef gen (target gene) Gelişim genetiğinde, ilgili yazılım etmeni tarafından düzenlenen bir gen.

heterokaryotip (heterokaryotype) Ters dönme (inversiyon) gibi bir kromozom mutasyonu için heterozigot olan bir genom ya da birey. *krş.* **homokaryotip.**

heterokroni (heterochrony) Gelişimsel olayların zamanlamasında bir değişim nedeni ile fenotipte oluşan evrimsel bir değişim.

heteroigot *bkz.* **ayrı allel**

heterozigot üstünlüğü (heterozygous advantage) Belirli bir lokusta heterozigotların homozigotlara göre daha yüksek başarım göstermesi.

heterozygosity (heterozigotluk) Bir toplumda, ortalama olarak rasgele seçilen bir bireyin heterozigot olduğu lokusların oranı.

hipermorfoz (hypermorphosis) Atanınkilere göre abartılı özelliklere neden olan ontogenik gelişim süresinde evrimsel bir artış.

Hoks genleri (Hox genes) Gelişme sırasında bir çok genin yazılımını düzenleyerek canlının ön-arka bölümlerinin özdeşliğini denetleyen ve tüm metazoada korunmuş olan, homeokutu genlerinin bir alt ailesi.

homeokutu (homeobox) Homeokutu olarak bilinen bir DNA dizisini içeren büyük bir ökaryot genleri ailesi. Homeokutu dizisi, DNA'ya bağlanan 60 amino asit uzunluğundaki homeobölge adı verilen bir proteini şifreler. Homeokutu genlerinin çoğu, yazılım düzenleyicisidir. *krş.* **domain; Hox genleri.**

homeotik mutasyon (homeotic mutation) Bir canlıdaki bir yapının farklı bir yapıya dönüşmesine yol açan bir mutasyon.

Homokaryotip (homokayotype) Ters dönme (inversiyon) gibi bir kromozom mutasyonu için homozigot olan bir genom ya da birey. *krş.* **heterokaryotip.**

homoplasi (homoplasy) Ortak atadan gelmekten çok koşut ya da yakınsak evrimden kaynaklanan yapısal benzerlik. Eş gelişim.

homozigot *bkz.* **aynı alelli.**

I

ırk (race) Belirli bir coğrafi bölgede bulunan, diğer bölgelerdeki toplumlardan bir ya da çok özellik bakımından farklı olan toplumlar kümesini tanımlayan terim; türlerin çoğunda çok büyük genetik ve fenotipik çeşitlilik olduğu için, yapılabilen ırksal ayırımların sayısı çoğu zaman keyfidir. Alt tür.

İ

İkilenme (duplication) bir lokusun ya da bir dizinin genoma eklenerek kalıtlanan bir diğer eşinin oluşturulması.

İndirgemeli bölünme itkisi (meiotic drive) Geniş anlamda gametler arasında bir heterozigot tarafından üretilen bir gametin %50'den fazla sıklıkta olmasını belirtmek için kullanılır; gen seçilimine yol açar.

intron (intron) Genin polipeptide çevrilmeyen bir parçası. krş. **exon.**

işlenmiş sözdegen (processed pseudogene) mRNA'nın DNA'ya retrotranspozisyonu yoluyla ortaya çıkan bir **sözdegen.**

işlev (function) bir özelliğin, bir canlının başarımına katkıda bulunma biçimi

K

kalıtsal sabitlenme (fixation) Bir toplumdaki bir alelin sıklığının 1'e, diğer bir deyişle %100'e ulaşması, böylece toplumun bu alel için tek çeşitli ya da monomorfik olması.

kalıtsallık (heritability) Geniş anlamda, bir özellikte genetik farklardan kaynaklanan değişkenliğin toplam (fenotipik) değişkenliğe oranı. Dar anlamda, birikimsel kalıtsal çeşitliliğin fenotipik çeşitliliğe oranı.

kanalizasyon (canalization) Gelişme sırasında, dengeyi bozucu çevresel ve genetik etkileri azaltan içsel etkenlerin evrimi suretiyle çeşitliliğin kısıtlaması ve belirli bir fenotipin (genellikle yabanıl) ortaya çıkması.

kapsayıcı başarım (inclusive fitness) Bir canlının yaşama ve üreme başarılarının her ikisini de etkileyen bir gen ya da genotipin ve canlının yakınları tarafından taşınan türeme yoluyla özdeş genlerin başarımı.

kararlılık (stability) Çoğu zaman durağanlık anlamında; bu kitapta daha çok, belirli bir koşuldan uzaklaştığı zaman yeniden o koşula (kararlı denge) dönme eğilimi.

kararsız denge (unstable equilibrium) Eğer düzeni bozulursa, sistemin geri dönmeyeceği bir **denge.**

kardeş taksonlar (sister taxa) Yakın bir ortak atadan türemiş, bu nedenle birbiriyle en yakın akraba iki tür ya da daha yüksek takson.

kardeş tür (sibling species) Morfolojik özellikleriyle ayrılmaları olanaksız ya da güç olan, fakat ekolojileri, davranışları, kromozomları ya da benzer diğer özellikleriyle ayrılabilen türler.

karşılaştırmalı yöntem (comparative method) Bir özelliğin evrimini etkilemede ekolojik etkenlerin ileri sürüldüğü ve o özelliğin uyumsal işlevini anlamak için çeşitli durumlarını bir ya da daha çok değişkenle ilişkilendiren bir işlem.

karşılıklı ortaklık (mutualism) İki türün her birinin de etkileşimden yararlandığı bir ortaklık biçimi.

karyotip (karyotype) Bir bireyin kromozomlarının tamamı.

katılma (recruitment) (1) evrimsel genetikte, genin ilk olarak uyarlandığı işlevden başka yeni bir işlev için evrimleşmesi, (2) toplum biyolojisinde, üreme yoluyla yeni erginlerin(üreyen) eklenmesi anlamına gelir(diğer bir deyişle, üreme yaşına gelen bireylerin topluma doğum yoluyla katılması).

katman (stratum) Farklı zamanlarda bırakılmış tortu tabakalarından her biri.

kendileşme çöküntüsü (inbreeding depression) Kendileşmiş bireylerde bir özelliğin ortalama değerindeki azalma.

kendileşme (Inbreeding) Bir toplumdan bireylerin rasgele seçilmeleri durumu ile karşılaştırıldığında çok daha sıklıkla gerçekleşen yakınlar arası çiftleşmeler sonucu homozigotluğun artması.

kendini dölleme (selfing) Aynı genetik birey tarafılan üretilen dişi ve erkek eşey hücrelerinin birleşmesi.

kesintili denge (punctuated equilibrium) Bir soy hattının evriminde, tür sayısında artışa neden olan kısa süreli türleşme olaylarıyla kesintiye uğrayan göreli olarak çok az değişimin olduğu uzun aralıklar(stasis ya da denge) olması ile ilgili hipotez.

kitlesel yok oluş (mass extinction) İnsan için çok uzun bir zaman olmasına karşın göreli olarak oldukça kısa jeolojik bir aralıkta çok sayıda türün yok oluşu.

dal (clade) Belli bir atasal türden türemiş bir tür kümesi.

kladistik (cladistic) Dallanma desenleriyle ilgili olan; kladistik bir sınıflandırma, canlıları ortak atalarından ayrılma sırasına göre sınıflandırır.

kladogenez (cladogenesis) Taksonlar arasındaki ilişkileri yansıtan çatallanmış bir çizenek. Bazı yazarlar tarafından, türemiş özellik durumlarının hiyerarşik dağılımını gösteren dallanmış bir çizenek anlamında kullanılır.

klon (clone) Mitoz yoluyla, eşeysiz olarak üreyen bireylerden oluşan bir soy hattı.

komşu kökenli (paraphyletic) Bir tek ortak atadan türemiş, tüm tür ya da genleri içermeyen, ancak bazılarını içeren takson anlamında.

komşu yurtlu (parapatric) Yanyana fakat örtüşmeyen coğrafi dağılımlara sahip iki tür ya da topluma ilişkin.

korelasyon (correlation) Değişkenlerin birlikte değişme düzeyinin istatistiksel bir ölçüsü.

koşut evrim (parallel evolution) Atalarının farklı fenotipik özelliklere sahip olduğu birbirine yakın soy hatlarında benzer ya da eş özelliklerin birbirlerinden bağımsız olarak evrimi.

kronotür (chronospecies) Taşıl kayıtlarında korunan, önceki ve sonraki üyelerinden bir binomiyal isimi hak edecek kadar farklı olan ve evrimleşmekteki bir soy hattının bir bölümü. Biyolojik tür ile eşdeğerde değildir.

kurucu etkisi (founder effect) Yeni bir toplum oluşturan bireylerin, kaynak toplumdaki genetik çeşitliliğin sadece bir bölümünü taşıdığına ilişkin ilke.

küçük ölçekli evrim (microevolution) Genellikle, tür içinde, küçük, kısa süre içinde gerçekleşen evrimsel değişimleri içeren belirsiz bir terim. *krş.* **büyük ölçekli evrim**

L

Lamarkçılık (Lamarkism) Bireyin yaşamı sırasında çevresel etkiler ya da bireyin davranışları sonunda kazanılmış özellik değişimlerinin kalıtımı sonucunda evrimin gerçekleştiğini savlayan kuram.

lojistik denklem (logistic equation) Yoğunluğa bağlı sınırlayıcı bir etkenin etkisi altında bir toplumun ideal büyümesini tanımlayan bir denklem. Yoğunluk arttıkça, toplumun büyümesi duruncaya kadar büyüme hızı azalır.

lokus (locus) kromozom üzerinde, tüm alelleriyle birlikte, belirli bir genin bulunduğu konum.

M

melez (hybrid) Genellikle genetik olarak farklılaşmış toplum ya da türlere ait bireyler arasındaki çiftleşmeler sonucunda oluşan birey.

melez bölgesi (hybrid zone) Genetik olarak farklı toplumların bir araya geldikleri ve karışık soylu yavrular oluşturdukları bölge.

metatoplum (metapopulation) Yok oluş ve yeniden yerleşim örnekleri gösteren ve aralarında gen alış-verişi olabilen bir grup toplum.

mikrosatelit (microsatellite) Kısa, çok sayıda yinelenen ve çevrilmeyen bir DNA dizisi.

modern sentez *bkz.* **evrimsel sentez**

moleküler saat (moleküler clock) Eğer değişim hızı kestirilebilirse soy hatlarının ayrılma zamanlarını belireme için bir temel oluşturan DNA dizilerininin kararlı bir hızla değişimi kavramı.

monomorfik (monomorfic) Bir biçimi olan; bir lokustaki tüm bireylerinin hemen hemen hepsi aynı genotipe sahip olan bir toplum anlamında kullanılır.

mozaik evrim (mosaic evolution) Bir soy hattında ya da bir daldaki özelliklerin farklı hızlarda, dolayısıyla birbirinden az çok bağımsız olarak evrimleşmesi.

mutasyon değişkenliği (mutational variance) Her kuşakta oluşan mutasyonlar nedeniyle fenotipik bir özelliğin genetik değişkenliğindeki artış.

mutation (mutation) Nükleotit dizisinin eşlenmesi sırasında ya da genomda oluşan, karşılıklı yeni bileşim dışındaki herhangi bir diğer kalıcı değişim.

N

nicel özellik (quantitative trait) Farklı özellik durumlarında olduğu gibi kesintili değişim yerine sürekli değişkenlik gösteren bir fenotipik özellik.

nicel özellik lokus(lar)u (QTL, quantitative trait locus (or loci)) Nicel bir özelliğin değişkenliğine katkıda bulunan en az bir gen içeren bir kromozom bölgesi. QTL haritalaması, nicel özellik lokuslarının kromozom üzerindeki konumlarını belirlemek için yapılan bir işlem.

normal dağılım (normal distribution) Bir değişkenin çan eğrisi şeklindeki sıklık dağılımı; bir değişkenin değerini, küçük ve bağımsız etkileri olan bir çok etken belirliyorsa beklenen dağılım; bir çok istatiksel çözümlemenin temeli.

nötr alel (nötral allel) Başarım üzerinde ölçülebilir bir etkisi olmayan alel.

nükleotit yer değişimi (nucleotide substitution) Evrimsel zaman boyutunda bir soy hattında, bir baz çiftinin yerini başka bir baz çiftinin tam olarak alması.

O-Ö

olumlu seçilim (positive selection) Başarımı arttıran bir alel için seçilim. *krş.* **arıtıcı seçilim**

ortak bahçe (common garden) Toplumlar arası çeşitliliğin çevreden daha çok genetik farklara bağlanmasına olanak veren, genellikle farklı coğrafi bölgelerden olan toplumlardan genellikle aynı türe ait canlıların birlikte yetiştirildikleri bir yer. İlk olarak bitkilerle ilgili deneyleri tanımlamak için için kullanılan bu terim, şimdi bu şekilde kurgulanan herhangi bir deneyi anlatmak için kullanılır.

ortak yaşam (symbiosis) İki ya da daha çok tür arasında yakın, genellikle fiziksel işbirliği şeklindeki yaşam.

ortalama (mean) Genellikle aritmetik ortalama; *n* değerin toplamının *n*'e bölünmesiyle elde edilen değer. olarak gösterilen *x*'in ortalama değeri, $(x_1+x_2...+x_n)/n$ 'e eşittir.

ortalama başarım (mean fitness) Genelikle karşılaştırılan bir değere göre bir toplumdaki tüm bireylerin uyum başarılarının aritmetik ortalaması.

ortolog (orthologous) İki ya da daha çok türde bir gen ailesinin benzeşik üyeleri. *krş.* **Paralog**

otostop (hitchhiking) Başka bir lokusta seçilen bir alel ile bağlantı göstermesi nedeniyle bir alelin sıklığındaki değişim. İliştirilerek yolculuk.

otozom (autosome) Eşey kromozomu dışındaki bir kromozom.

ölümcül alel (lethal alel) Gelişmenin erken dönenlerimde, hemem hemen tamamen ölüme neden olan genellikle çekinik bir alel.

ön uyum (preadaptation) Önceki koşullara uyarlanmış bir özelliğin, farklı çevresel koşullarda yeni uyarlanmaların evrimleşmesi için (özelliğin farklı bir işlev kazanması için) başlangıç evresini sağlaması.

öykünmeci korunma (mimicry) Özelliklerde yakınlığın neden olduğu bir yarar olduğu zaman benzeştirici evrim nedeniyle iki ya da daha çok türde belirli özelliklerin benzerliği. Yaygın çeşitleri, yenilemez (tadı kötü) bir *öykünülene* benzemesi nedeniyle yenilebilir (lezzetli) bir *öykünenin* daha az biçimde avlanılmasına adını veren *Bates* öykünmeci korunması ve iki ya da daha çok yenilmesi zararlı türün benzerlikleri nedeniyle daha az avlanılmasının tanımladığı *Müller* öykünmesidir.

özcülük (essentialism) Bir sınıf nesnenin (bir tür gibi), onları diğer sınıflardan ayıran, tüm üyelerinin belirli değişmeyen özellikleri paylaşması.

özellik (character) Bir canlının diğerlerinden ayrılmasını sağlayan nitelik, karakter

özellik durumu (character state) Bir özelliğin değişken hallerinden birisi (örn. sümüklü böcekte renk özelliğinin sarı ya da kahverengi durumu gibi).

özellik yer değişimi (character displacement) Bir özelliğin, iki türün ayrı yurtlu toplumlarından çok aynı yurtlu toplumları arasında daha büyük fark göstermesiyle ilgili; bazen, ekolojik ya da üremeye bağlı etkileşimlerin sonucu olarak iki türün aynı yurtlu toplumları arasındaki farkları büyüten evrimsel süreci anlatmak için kullanılır.

özgecilik (altruism) Vericinin açıkça ödediği bedele karşın alıcıya bir yarar sağlanması.

P

panmiksis (panmixis) Bir topluma ait bireyler arasında rasgele çiftleşmeler.

paralog (paralogous) Ortak atasal bir genden bir ya da daha çok ikileme (duplikasyon) sonucu köken alan, aynı canlıda iki ya da daha çok gen lokusunun nükleotit dizileri bakımından benzerliği; bir gen ailesine üye olan genlerin benzerliği. *krş.* **Ortolog.**

partenogenez (parthenogenesis) Erkek eşem hücresi tarafından döllenmeyen bir yumurtadan bir bireyin gelişimi.

paylaşılan türemiş özellik (synapomorphy) Ortak atada evrimleştiği öne sürülen ve iki ya da daha çok takson tarafından paylaşılan türemiş bir özellik durumu.

pedomorfoz (paedomorphosis) Atada bulunan ergin eşeysel özelliklerin, canlının ergin olmayan gelişim evrelerinde görülmesi.

planktonik (planktonic) Açık sularda yaşayan. *krş.* **bentik.**

pleiotropi (pleiotropy) Bir genin birden çok özelliği etkilemesi durumu.

polifenizm (polyphenism) Sıcaklık ya da gün uzunluğu gibi çevresel koşullara ya da işaretlere bağlı olarak bir tür ya da genotipin iki ya da daha çok çeşidi geliştirme yetisi.

poligenik özellik (polygenic character) Kısmen ya da tamamen, bir kaç genden daha fazlasındaki alelik çeşitliğe dayalı olarak değişkenlik gösteren bir özellik.

primodiyum (primordium) Belirli bir ergin vucut yapısını oluşturacak olan bir grup dölüt ya da larva hücresi.

progenez (progenesis) Evrim sırasında, eşeysel olgunluğa erişmiş bir erginde yavrusal özelliklerin korunması ile sonuçlanan gelişim süresindeki azalma.

promotör (promoter) RNA polimerazın yazılım sürecini başlatmak üzere bağlandığı, genlerin yukarı (5') bölgesinde bulunan bir DNA dizisi. Yazılım başlatıcı dizi.

PZR, polimeraz zincir tepkimesi (PCR, polymerase chain reaction) *in vitro* olarak eşlenme yoluyla bir DNA dizisinin kopyalarının sayısının arttırılmasına yol açan bir laboratuvar yöntemi.

R

raportör gene (reporter gene) Ürünü kolayca izlenebilen gen. Gösterge gen.

rasgele genetik sürüklenme (random genetic drift) *bkz.* **genetik sürüklenme.**

rastgele olmayan (deterministic) Belirli başlangıç koşullarında değişmeyen bir sonuca neden olan. *Krş.* **rastgele**

regresyon (regression) Jeolojide, karadan suların çekilmesi ve bunun eşliğinde deniz düzeyinin düşmesi; istatistikte,bir bağımsız değişkenle bağımlı bir değişkeni en iyi şekilde kestirebilen fonksiyon.

RFLP *bkz.* diziye özgü kesim enzimi.

S

savunulan alan (territory) Bir canlı ya da canlı grubu tarafından, genellikle aynı türden diğer bireylere karşı savunulan yaşama alanının belirli bir bölgesi ya da hacmı. Üreme mevsiminden hemen önce ya da o sırada bir hayvan tarafından savunulan alan. **alan savunma davranışı** (territorial behavior) alanın savunulması için sergilenen davranış.

seçilim (selection) Fenotipik olarak farklı varlık sınıflarının rasgele olmayan farklı yaşamda kalma ya da üreme başarısı.

seçilim katsayısı (selection coefficient) Örnek bir genotipin ortalama göreli başarımı ile belirli bir genotipinkinin arasındaki fark.

seçilim temizliği (selective sweep) Göreli olarak yakın zamanda doğal seçilim tarafından sabitlenen bir mutasyonun çevresindeki DNA dizi çeşitliliğinin azalması ya da ayıklanlanması.

seçilim üstünlüğü (selective advantage) Bir alel ya da özellik durumu tarafından sağlanan başarımındaki (yaşama sansı ve/ya da üreme şansı) artış.

seçilime yanıt (response to selection) Seçilime bağlı olarak bir ya da daha çok kuşakta bir özelliğin ortalama değerindeki değişim.

sessizce yerine geçiş *bkz.* **eş anlamlı yerine geçiş.**

sıçrama (saltation) Genellikle, bir ya da daha çok özellikte çok önemli bir kesintili mutasyon değişimi.

sığınak (refugia) Türlerin başka yerlerde yok olurken varlıklarını sürdürdükleri bölgeler.

sıklığa bağlı seçilim (frequency-dependent selection) Her genotipin başarımının, o genotipin toplumdaki sıklığına bağlı olarak değiştiği bir doğal seçilim biçimi.

sıralı benzeşiklik (serial homology) Bir canlıda, gelişim kökeninin benzerliğiyle tanımlanmış olan, yinelenen,

çoğu zaman farklılaşmış yapılar arasındaki ilişki; örneğin, bir eklembacaklının çeşitli bacakları ya da diğer uzantıları.

sis-düzenleyici öğe (cis-regulatory element) Bir genin uygun uzam ve zaman içinde anlatımı için genin içinde ya da yanında bulunan ve çoğu zaman yazılım faktörleri için bağlanma yerleri içeren şifrelemeyen bir DNA dizisi. Çoğu kez, arttırıcı ile eş anlamlı olarak kullanılır.

soy hattı (lineage) Zaman içinde ata ve onun döllerini içeren bir dizi; genel olarak tek bir evrimleşen tür anlamına gelir, fakat ortak bir atadan gelen çeşitli türleri de içerir.

sözdegen (pseudogene) İşlevsel bir genden türemiş olan bir gen ailesinin işlevsel olmayan bir üyesi. *krş.* **işlenmiş sözdegen.**

standart sapma (standart deviation) variyansın(değişkenin) kare kökü.

stokastik (stochastic) rasgele *krş.* **Nedensel**

T

takım sayısı bozukluğu (aneuploid) Bir ya da daha fazla kromozomdan daha fazla ya da daha az sahip olan hücre ya da canlı (anöploid).

takımlılık (ploidy) Bir canlıda bulunan kromozom takım sayısına ilişkin.

takson (taxon) Bireyler ya da tür kümelerinin atandığı adlandırılmış sınıflandırma birimi (örneğin, *Homo sapiens*, Hominidae , Mammalia). Tür düzeyinin üstünde olan yüksek taksonlar. *Bkz.* **kategori.**

taksonomik kategori (taxonomic category) Taksonomide, sınıflandırmanın basamaklarından biri (örn., cins, aile, takım vb.).

taşıma kapasitesi (carrying capacity) Sınırlayıcı kaynaklarca sürdürülebilen toplum yoğunluğu.

tek kez üreyen (semelparaous) Bireylerin, özellikle dişilerin yalnız bir kez ürediği bir yaşam öyküsüne ilişkin krş. çok kez üreyen. *krş.* **çok kez üreyen.**

tek kökenli (monophyletic) Üyelerinin hepsinin bir atasal taksondan türemiş olduğu bir takson, filogenetik bir ağaç ya da gen ağacı anlamını taşır. Kladistik taksonomide terim, bir atasal türden türemiş tüm bilinen türleri tanımlar. *krş.* parafiletik, polifiletik.

tek takımlı (haploid) tek bir kromozom takımına sahip, bu nedenle de her lokusta sadece bir tek gen kopyası bulunan bir hücre ya da canlıya ait.

tepki ölçüsü (norm of reaction) Farklı çevresel koşullar altında bir genotipin fenotipik anlatımlar kümesi.

ters dönme (inversion) Standart bir kromozoma göre bir kromozom parçasının yönünde 180° dönme. Terselme.

toplum (population) Aralarında çiftleşerek üreyebilen ve aynı gen havuzunu paylaşan aynı türe ait, iyi tanımlanmış coğrafi bir bölgede bulunan canlılar, genellikle eşeysel canlılar topluluğu.

toplum genetiği (population genetics) Gen sıklıklarını etkileyen süreçleri araştıran bilim dalı.

toplumsal yalıtım (vicariance) Bir atadan evrimleşerek çevreye yayılan toplumların coğrafi ya da ekolojik engeller nedeniyle birbirleriyle ayrılması.

değiş-tokuş (trade-off) Bir mutasyon ya da özellik durumunun birbine göre, hem başarımın yararı, hem de başarımın bir bedelinin olması.

transisyon (transition) Bir pürinin pürine ya da bir pirimidinin primidine dönüşmesiyle gerçekleşen nokta mutasyonu.

transversiyon (transversion) Bir pürinin pirimidine ya da bir pirimidinin pürine dönüşmesiyle gerçekleşen nokta mutasyonu.

tür (species) Birbiriyle çiftleşerek üreyebilen ya da potansiyel olarak üreyebilen, biyolojik tür anlamında, bir grubun üyeleri. Karmaşık bir kavram(*bkz.* 15. bölüm). Aynı zamanda, her zaman olmamakla birlikte çoğu zaman biyolojik türe karşılık gelmeyen birey örneklerinin atandığı temel bir taksonomik kategori. *Bkz.* **biyolojik tür, filogenetik tür.**

tür seçilimi (species selection) Özelliklerindeki farklılıklar nedeniyle türlerde farklı hızlarda artışa(türleşme) ya da azalmaya(yok oluş) neden olan bir grup seçilimi biçimi.

türeme yoluyla özdeş (identical by descent) Aynı gen kopyalarını taşıyan canlıların ortak atasındaki bir tek gen kopyasından türemiş olma durumuna ilişkin.

türleşme (speciation) İki ya da daha fazla türün oluşumuna yol açan, atasal bir tür içinde üreme yalıtımının evrimi.

U

uyarma (aposematic) Zehirli özellikleri belirten renkleri ya da diğer özellikleri taşıma özelliği; uyarı reklenmesi.

uyarlanma (adaptation) Toplumdaki doğal seçilimin sonucu olarak, bir işleve göre, bir özelliğin ortalama durumunun iyileşmesine neden olan kalıtsal değişim süreci ya da bir toplumun, çevresinin kimi özelliğine, daha iyi uyum göstermesi olarak düşünülen. Aynı zamanda, bir uyarlanma: bir işlevin iyileştirilmesinde seçilimsel bir yarar sağlayan bir özelliğin toplumda yaygınlık kazanması. Karmaşık bir kavram; Bölüm 11'e bakınız.

uyarlanma bölgesi (adaptive zone) Çoğunlukla daha yüksek bir takson oluşturan bir grup(genellikle) yakın türlerin doldurduğu benzer ekolojik nişlerin bir kümesi.

uyarlanmaya ilişkin doruk (adaptive peak) Bir toplumun ortalama uyumunun (yerel olarak) en yüksek olduğu alel sıklığı ya da iki ya da daha çok gen konumundaki alellerin sıklığı. Aynı zamanda, ortalama uyumu en yükseğe çıkaran, bir ya da daha çok özellik için, ortalama fenotip. **Uyarlamaya ilişkin vadi** ise ortalama uyumun en düşük olduğu bir küme alelin sıklıkları.

uyumsal yayılım (adaptive radiation) Bir tek filogenetik soy hattında çeşitli uyumsal formlara evrimsel değişim; genellikle taksonlar, kaynaklar ve yaşam alanlarının kullanımında farklıdır ve görece kısa bir jeolojik zaman aralığında çeşitlenmiştir. **Evrimsel yayılım** terimi, farklılıkların uyumsal olduğunu varsaymadan, hızlı bir çeşitlenmeyi tanımlar.

uyum başarısı (fitness) Bir varlığın üremedeki başarısı; bu nedenle, bir alelin ya da genotipin bir sonraki kuşağa ya da kuşaklara ortalama katkısı.

uyumlu evrim (concerted evolution) Zamanla evrimleşen bir gen ailesinin üyeleri arasında türdeş (homojen) bir nükleotit dizisinin korunması.

Ü

üreme çabası (reproductive effort) Bir canlının, büyüme ya da varlığını sürdürme yerine üremeye ayırdığı enerji ya da madde miktarının oranı.

üstbaskınlık (overdominance) Bir heterozigotun, iki alelin ayrı ayrı homozigot durumda gösterdiği fenotipik değerlerin üstünde bir değere sahip olması.

üsttür (superspecies) Bir yarıtür grubu.

virülans (virulence) Bir etmenin hastalığa neden olma yetkinliği. Sayrılama yetkinliği.

Y

yabanıl tip (wild-type) Doğada yaşayan toplumlarda en yaygın olarak bulunan alel, genotip ya da fenotip; yabanıl alele göre diğer aleller çoğu zaman mutasyon olarak adlandırılır.

yakın seçilimi (kin selection) Ortak ata nedeniyle aynı genleri paylaşan yakınların üremeyebilmesini ve yaşayabilmesini sağlayan ya da engelleyen bir ya da daha çok bireyin üzerinde etkili olan seçilim., genetik olarak ilişkisi olan bireyler arasında özgeci davranışlar örneğinde olduğu gibi. *krş.* grup seçilimi

yalıtım mekanizması, yalıtım engeli (isolation mechanism, islolation barrier) Toplumlar arasında gen alışverişini kısıtlayan ya da engelleyen kaltsal olarak belirlenmiş bir fark. Terim, dış coğrafi ya da topografik engellerle uzamsal ayrılımı içermez.

yanal gen aktarımı *bkz.* **yatay gen aktarımı.**

yapay seçilim (artificial selection) Genellikle evcil bir hayvan ya da bitki toplumunda insanlar tarafından bir özelliğin ya da özellikler bileşiminin bilerek seçilmesi.

yaratılışçılık (creationism) Her türün (ya da daha yüksek bir sınıflandırma biriminin) doğaüstü bir Yaratıcı tarafından, esas olarak şimdiki halinde ayrı olarak yaratıldığını savunan bir öğreti.

yarı tür (semispecies) Biyolojik etmenlerce diğer toplumlardan kısmen yalıtılan çeşitli toplum gruplarından biri. Türleşme sürecinin başında olan bir toplum grubu.

yaşam alanı seçimi (habitat selection) Bir canlının etkinliklerini yaptığı yaşam alanını seçme yetisi. Yaşam alanı seçimi, doğal seçilimin bir türü değildir.

yaşayabilirlik (viability) Canlının yaşayabilme yetisinin ölçüsü; çoğu zaman, belirli bir yaşa kadar yaşayabilen bireylerin oranı anlamında kullanılır.

yatay aktarım (horizontal transmission) Anababadan yavrularına aktarımın (dikey aktarım dışında aynı ya da farklı türlerin eş zamanlı bireyleri arasında genlerin aktarımı. **yanal gen aktarımı** da denir.

yavaş evrimleşme (gradualism) Fenotipik özelliklerdeki büyük farklılıkların, bir çok belli belirsiz farklı ara evrelerden geçerek yavaşça ortaya çıktığı savı. *krş.* **sıçramalı evrim.**

yayılım (dispersal) Toplum biyolojisinde bireylerin farklı bölgelere hareketi.; biyocoğrafyada, bir türün bireylerinin hareketi ile yaşadığı alanı genişletmesi.

yazılım etmeni (transcription factor) DNA'ya özgü bağlanma bölgeleri üzerinden bağlanarak yazılımı başlatan ya da düzenleyen proteinler.

yeni Darwincilik (neo-Darwinism) Rasgele oluşturulan çeşitlilik üzerinde doğal seçilimin çalışmasının, evrimin tek değil, fakat ana nedeni olduğu yolundaki çağdaş kuram.

yeni işlev kazanma (neofunctionalization) İkilenmiş genlerden birinin yeni işlev kazanarak farklılaşması.

yer değiştirme (translocation) Genomda bir kromozom bölümünün toplam gen sayısında bir değişikliğe neden olmaksızın yer değiştirmesi. Kromozomlar arası yer değiştirme. Yer değiştirebilen kalıtsal öğe *bkz.* **harekete kalıtsa öğe.**

yinelenen mutasyon (recurrent mutation) Bir türde belirli mutasyonların yinelenen şekilde oluşması.

yoğunluğa bağlı (density-dependent) Toplum yoğunluğu tarafından etkilenen.

yönlü seçilim (directional selection) Bir özelliğin şimdiki değerinden daha yüksek ya da daha düşük bir değeri için seçilim.

Z

zıt seçilim (antanogonistic selection) bir özellik üzerinde farklı iki seçilim baskısının karşıt yönde etkili olması.

zigot (zygote) Döllenmiş yumurta. Eşey hücrelerinin birleşmesi sonucunda oluşan tek hücreli birey.

zigot öncesi yalıtım (prezygotic isolation) İki türün çiftleşme aşamasına gelmediği, dolayısıyla zigotun oluşmadığı üreme yalıtımı.

zigot sonrası yalıtım (postzygotic isolation) Bir zigotun başarılı bir biçimde oluşması ve sonra ya gelişemesi ya da kısır bir ergin birey olarak gelişmesi durumundaki üreme yalıtımı.